

## **Tillväxtförsök på groddknoppar hos *Allium oleraceum***

*Groddknopparnas bladtillväxt under höst, vinter och vår hos cytotyper av olika ursprung*

Robin Sjöblom  
Helsingfors universitet  
Bio- och miljövetenskapliga fakulteten  
Magisterprogrammet i botanik  
Pro gradu -avhandling  
Maj 2020



HELSINGIN YLIOPISTO  
HELSINGFORS UNIVERSITET  
UNIVERSITY OF HELSINKI

Tiedekunta – Fakultet – Faculty <b>Bio- och miljövetenskapliga fakulteten</b>		Koulutusohjelma – Utbildningsprogram – Degree Programme <b>Magisterprogrammet i botanik</b>	
Tekijä – Författare – Author <b>Robin Sjöblom</b>			
Työn nimi – Arbetets titel – Title <b>Tillväxtförsök på groddknoppar hos <i>Allium oleraceum</i> - Groddknopparnas bladtillväxt under höst, vinter och vår hos cytotyper av olika ursprung</b>			
Oppiaine/Opintosuunta – Läroämne/Studieinriktning – Subject/Study track <b>Växtekologi</b>			
Työn laji – Arbetets art – Level <b>Pro gradu -avhandling</b>		Aika – Datum – Month and year <b>maj 2020</b>	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages <b>59 + 6</b>
<p>Tiivistelmä – Referat – Abstract</p> <p>Med vinterns ankomst utsätts växter för svåra vinterförhållanden med låga temperaturer och liten ljusmängd. Traditionellt har det ansetts att vintern är en period med låg aktivitet hos växterna, men nyare studier tyder på att det förekommer mera aktivitet än det tidigare förmodats. Anpassningar till olika vinterförhållanden ses mellan arter, men även inom arter mellan olika populationer, vilket kan ta sig i uttryck genom skillnader i fenologi.</p> <p>Dormans är ett utbrett fenomen i växtriket av stor ekologisk betydelse. Dormans har ansetts förekomma hos frön och knoppar hos ett brett spektrum av växter, men asexuella förökningsenheter såsom groddknoppar har inte ansetts vara kapabla till att undergå dormans. Nyare studier pekar på att även groddknoppar tycks uppvisa dormansliknande fenomen.</p> <p><i>Allium oleraceum</i> är en lökbildande geofyt som förekommer över stora delar av Europa och som växer på varierande växtplatser. Artens vegetativa förökningssätt genom bildande av groddknoppar är dominerande. Artens vidsträckt utbredning har lett till att olika populationer har anpassat sig till olika förhållanden. Arten uppvisar dessutom sex olika nivåer av polyploidi mellan vilka det delvis förekommer skillnader med avseende på till exempel ekologi. Skillnader mellan de olika cytotyperna är regionala och stora variationer förekommer inom cytotyperna. I Finland förekommer två cytotyper av <i>Allium oleraceum</i>, tetra- och pentaploider, med olika utbredningsmönster. Mellan dessa två cytotyper ses morfologiska skillnader men det finns belägg för att dessa även skiljer sig åt ekologiskt. Dessutom finns det en känd tetraploid population som skiljer sig markant med anseende på morfologi från övriga tetraploider.</p> <p>Målsättningen med detta pro gradu -arbete var att undersöka tillväxten hos groddknoppar av tre olika ursprung av <i>Allium oleraceum</i>. Försöket skulle ge mera information om skillnader mellan de olika ursprung som tillsammans med tidigare resultat kunde peka på skillnader mellan de finländska cytotyperna av <i>Allium oleraceum</i>. Utöver skillnader mellan de olika ursprung undersöktes även ifall groddknopparna uppvisar dormansliknande fenomen, med speciell tyngdpunkt på Vegis' teori (1964) om dormans. Tidigare resultat har visat att arten är kapabel till tillväxt under vintern, vilket även undersöktes som en del av detta projekt.</p> <p>Projektet utfördes med insamlade groddknoppar från två lokaler. Tetra- och pentaploida groddknoppar insamlades från en population med både tetra- och pentaploida individer i Tvärminne och dessutom samlades tetraploida groddknoppar in från den atypiska tetraploida populationen på Sveaborg. Försök gjordes utomhus och i tillväxtskåp i fyra olika temperaturer under två tillfällen under vintern. Groddknopparna planterades utomhus under början av hösten. Av varje ursprung hölls en grupp utomhus hela vintern, en grupp togs in i tillväxtskåpen i december och en grupp togs in i tillväxtskåpen i februari för att se inverkan av vinterns längd på tillväxten. Under försöken uppföljdes tidpunkten för när groddknopparna påbörjade sin tillväxt och likaså bladens längdtillväxt.</p> <p>Mellan de tre ursprung av <i>Allium oleraceum</i> som användes i detta projekt förekom skillnader. Den pentaploida cytotypen från Tvärminne hade större groddknoppar än de tetraploida cytotyperna från Sveaborg och Tvärminne, mellan vilka det endast fanns en antydning till skillnad. Hos den atypiska tetraploida cytotypen från Sveaborg påbörjade nästintill alla groddknoppar sin tillväxt tidigt under hösten medan andelen groddknoppar som påbörjade sin tillväxt hos de två cytotyperna från Tvärminne fördelades jämnare mellan hösten och våren. Hos den tetraploida cytotypen från Tvärminne skedde tillväxtstarten tidigare under hösten och en större andel groddknoppar påbörjade tillväxten under hösten än hos den pentaploida cytotypen från Tvärminne. I tillväxtskåpen var skillnaderna mellan ursprung inte lika tydlig men de två cytotyperna från Tvärminne påverkades av tidpunkten för försöket i tillväxtskåp i större utsträckning än den atypiska tetraploida cytotypen från Sveaborg. De observerade skillnaderna ursprung emellan anses avspegla de olika cytotypernas huvudsakliga utbredning i Finland och kan vara anpassningar till de varierande förhållanden som råder på de huvudsakliga utbredningsområdena. Den atypiska tetraploida cytotypen från Sveaborg kan vara av centraleuropeiskt ursprung vilket skulle betyda att denna är anpassad till milda vintrar, vilket skulle kunna förklara skillnaden mellan denna cytotyp och de två andra cytotyperna.</p> <p>Mellan de två försöksomgångarna i tillväxtskåpen observerades tydliga skillnader. Bladens längdtillväxt var större hos alla ursprung i försöksomgången i februari än i den i december och samma mönster ses med avseende på tidpunkten för tillväxtstart hos groddknoppar. Denna skillnad mellan försöksomgångarna skulle kunna tyda på att groddknopparna hos <i>Allium oleraceum</i> uppvisar ett dormansliknande fenomen som följer Vegis' teori.</p> <p>Under försöket var bladens längdtillväxt under snön obetydlig, i motsats till vad som observerats under tidigare försök. Förklaringen till den ringa observerade tillväxt under snön är sannolikt den rikliga snömängden under försöket, vilken gjorde att ljusmängden som trängde ner genom snön var liten.</p> <p>Detta projekt visar på att det finns skillnader mellan de tre olika ursprung som ingick i försöket och att groddknoppar hos <i>Allium oleraceum</i> uppvisar ett dormansliknande fenomen. Vidare studier på fler populationer av vardera cytotyp behövs för att utreda ifall de observerade skillnaderna är lokala anpassningar för populationer eller om det finns skillnader mellan cytotyperna.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords <b><i>Allium oleraceum</i>, övervintring, anpassning, dormans, Vegis' teori, groddknopp, tillväxtstart, tillväxt under vintern, polyploidi, vinter, vinterekologi</b>			
Ohjaaja tai ohjaajat – Handledare – Supervisor or supervisors <b>Helena Åström &amp; Timo Saarinen</b>			
Säilytyspaikka – Förvaringsställe – Where deposited <b>HELDA - Helsingfors universitets digitala publikationsarkiv</b>			
<p>Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information</p> <p><b>Pro gradu -projektet gjordes i forskningsgruppen PECC (Plant Ecophysiology and Climate Change) vid Helsingfors universitet.</b></p>			

Tiedekunta – Fakultet – Faculty <b>Faculty of biological and environmental sciences</b>		Koulutusohjelma – Utbildningsprogram – Degree Programme <b>Master's programme in Integrative Plant Sciences</b>	
Tekijä – Författare – Author <b>Robin Sjöblom</b>			
Työn nimi – Arbetets titel – Title <b>Growth experiment on bulbils in <i>Allium oleraceum</i> – leaf growth of bulbils in autumn, winter and spring for cytotypes of different origin</b>			
Oppiaine/Opintosuunta – Läroämne/Studieinriktning – Subject/Study track <b>Plant ecology</b>			
Työn laji – Arbetets art – Level <b>Master's thesis</b>	Aika – Datum – Month and year <b>May 2020</b>	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages <b>59 + 6</b>	
Tiivistelmä – Referat – Abstract <p>In winter plants are exposed to harsh winter conditions with low temperatures being one of the major challenging factors. Traditionally winter has been considered a period unfavourable for plant growth and activity, but newer findings reveal higher levels of activity than previously assumed possible. Adaptations to different winter conditions are observed between species but also within species between populations which can be expressed in differing phenology between populations.</p> <p>Dormancy is a widespread phenomenon in the plant kingdom with major importance in plant evolution. Dormancy is considered to be present in seeds and buds of a wide spectre of plant groups, but asexual reproductive units like bulbils have been thought to lack the ability to undergo the phenomenon of dormancy. Findings suggest that a dormancy-like phenomenon can also be present in bulbils.</p> <p><i>Allium oleraceum</i> is a bulb forming geophyte with a widespread distribution in Europe that grows on many differing habitats. The predominate form of reproduction in the species is the vegetative formation of bulbils. The wide distribution has led to adaptation to different environmental conditions, furthermore the species displays six levels of polyploidi partially differing in traits like ecology. The differences between cytotypes are regional and there are large intracytotypic variations. In Finland tetra- and pentaploid populations have been reported, differing in their distribution patterns. The Finnish cytotypes exhibit differences in morphology but there is also evidence for ecological differences between the cytotypes. In addition, there is an atypical tetraploid population which differ significantly morphologically from other tetraploid populations.</p> <p>The objective of this master's project was to examine the growth of bulbils from three different origins of <i>Allium oleraceum</i>. Another objective of the experiment was to give information on differences between the cytotypes in Finland, tetra- and pentaploids, but also the atypical tetraploid cytotyp. Furthermore, I investigated whether the bulbils exhibit a dormancy-like phenomenon, with a special focal point on dormancy according to Vegis' theory (1964). Earlier findings have shown considerable capability of growth during winter in <i>Allium oleraceum</i>, which is also examined in this project.</p> <p>The experiment included collected bulbils from two localities. Tetra- and pentaploid bulbils were collected from a mixed population of both cytotypes in Tvärminne, Hangö, and tetraploid bulbils were also collected from the atypical tetraploid population on Sveaborg, Helsingfors. Growth experiments were done outside and in growth chambers with controlled temperature and light conditions. The bulbils were planted outside in early autumn. Of each origin one group was kept outside during the entire winter, one group was put in growth chambers in December and one group was put in growth chambers in February to examine the effect of differing winter length on growth. During the experiment, the timing of growth onset in bulbs and leaf growth was followed up.</p> <p>The origins included in this project exhibited considerable differences. The pentaploid cytotyp from Tvärminne had bulbils of greater size than the tetraploid cytotypes, between which there was only an indication of a difference. For the bulbils from the atypical tetraploid population growth onset took place early in the autumn and the vast majority of the bulbils started growing in a short period of time. For the two origins from Tvärminne the growth onset took place later and a considerable number of bulbils started growing in the spring. The tetraploid cytotyp from Tvärminne exhibited earlier growth onset and a higher share of bulbils started growing in the autumn than the pentaploid cytotyp from Tvärminne. In the growth chambers the differences between the three origins were not as obvious but the two cytotypes from Tvärminne were affected by the timing of the experiment more than the atypical tetraploid cytotyp from Sveaborg. The observed differences between the origins in the experiment are thought reflect the different distribution patterns of the cytotypes and could hence be adaptations to different conditions. The atypical tetraploid population could be of Central European origin which would mean that it could have adaptations to mild winters which would explain the big difference between this origin and the two other origins.</p> <p>Between the two experiments in the growth chambers significant differences were observed. The growth was considerably greater in February than in December for all origins, especially in the midmost temperatures. The observed differences between the two experiments signifies that bulbils of <i>Allium oleraceum</i> exhibits a dormancy-like phenomenon and according to Vegis' theory.</p> <p>In contrary to earlier findings, only little growth was observed during winter. The lack of considerable growth could be explained by the thick snow cover which made the amount of light that reached the plants very low which then led to little growth.</p> <p>The results from this project suggest that there are differences between the three different origins of bulbils included. Further studies are needed to find out if the observer differences are adaptations to local conditions or if there are differences on a higher level between the Finnish cytotypes.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords <b><i>Allium oleraceum</i>, overwintering, adaptation, dormancy, Vegis' theory, bulbil, growth onset, winter growth, polyploidy, winter, growth</b>			
Ohjaaja tai ohjaajat –Handledare – Supervisor or supervisors <b>Helena Åström &amp; Timo Saarinen</b>			
Säilytyspaikka – Förvaringsställe – Where deposited <b>Digital Repository of the University of Helsinki</b>			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information <b>The master's project was done in the research group PECC (Plant Ecophysiology and Climate Change) at the University of Helsinki.</b>			

# Innehållsförteckning

1. Introduktion.....	5
1.1 Vintern ur växternas perspektiv .....	6
1.2 Försöksarten <i>Allium oleraceum</i> .....	9
2. Målsättningar med Pro Gradu-projektet.....	13
2.1 Projektets frågeställningar.....	14
3. Material och metoder .....	15
3.1 Insamling av material .....	15
3.2 Experimentets utförande .....	18
3.2.1 Vägning av groddknoppar.....	18
3.2.2 Experiment i tillväxtskåp .....	19
3.3 Temperaturuppföljning utomhus och data över snödjup .....	22
4. Resultat.....	23
4.1 Temperatur och snötäcke .....	23
4.2 Groddknopparnas vikt.....	25
4.3 Tillväxtstarten på försöksfältet under hösten .....	27
4.4 Försöken i tillväxtskåp .....	29
4.4.1 Tillväxten i tillväxtskåpen.....	29
4.4.2 Tillväxtstart i tillväxtskåpen.....	32
4.5 Tillväxtstart på försöksfältet under våren.....	35
4.6 Tillväxthastighet under våren.....	36
4.7. Tillväxt och tillväxtstart under snön.....	37
5. Diskussion.....	38
5.1. Väderförhållanden.....	38
5.2. Groddknopparnas vikt och färg.....	38
5.3. Tillväxtstart under hösten.....	39
5.4. Experimenten i tillväxtskåpen.....	44
5.4.1 Inverkan av temperatur på tillväxt och tillväxtstarten.....	44
5.4.2 Inverkan av försöksmånad på tillväxt och tillväxtstarten.....	45
5.4.3 Skillnader mellan cytotyper med avseende på tillväxt och tillväxtstart .....	46
5.5 Tillväxtstarten och tillväxt på försöksfältet under våren.....	47
5.6 Tillväxtstart och tillväxt under snön.....	49
5.7 Resultaten i ljuset av Vegis teori och andra dormansteorier .....	49
5.8 Felkällor .....	51
6. Slutsatser .....	52
7. Tack.....	53
8. Referenser.....	54
Bilagor.....	60

## 1. Introduktion

Växters levnadsmiljöer är varierande och kan skilja sig från varandra med avseende på de flesta abiotiska och biotiska förhållanden. Skillnader mellan levnadsmiljöer leder till att växterna som förekommer på dessa utsätts för olika förhållanden, vilket betyder att urvalet kommer att gynna olika anpassningar till olika levnadsmiljöer. Anpassningar till olika förhållanden ses på många olika nivåer. Mellan arter ses anpassningar till olika förhållanden vilket tar sig i uttryck i olika geografiska utbredningar (Keddy, 2017). Arter förekommer ofta i flera olika typer av levnadsmiljöer och utsätts således för diversifierande urval, vilket leder till skillnader med avseende på lokala anpassningar mellan olika populationer (Hedrick, 2006). Anpassningar tar sig ofta i uttryck i morfologi, fysiologi och fenologi.

En faktor som anses ha varit betydande i de gömfröiga växternas evolution är polyploidi. Polyploidi innebär att en organism har mer än två kromosomuppsättningar och är allmänt förekommande i växtriket (Levin, 2002). Olika nivåer av polyploidi inom en art benämns cytoter. En förändring i kromosomantalet kan leda till en snabb skiftning i fenotyp och fysiologiska funktioner (Soltis m.fl, 2003, Ramsey, 2011) vilket gör att polyploider tenderar att förekomma på ett bredare spektrum av habitat än sina diploida förfäder (Otto & Whitton, 2000; Levin, 2002). Skillnad i utbredningsmönster mellan cytoter leder till anpassningar till olika förhållanden som ytterligare ökar på skillnader mellan cytoter.

Polyploider skiljer sig ofta från de diploida förfäderna men skillnader förekommer också mellan olika cytoter. Med stigande polyploidinivå ses ofta större celler, vilket tar sig i uttryck i olika skeden av växternas liv. Större celler leder till att växterna oftast bildar färre, men större frön och hos polyploider ses en tendens till senarelagd blomning och långsammare utveckling än hos diploider (Levin, 2002). Hos polyploider med ojämnt antal kromosomuppsättningar ses vanligen en minskning av fertilitet (Ramsey & Schemske, 2002).

Cytoter kan skilja sig från varandra med avseende på fysiologiska och ekologiska egenskaper. Polyploidi har observerats påverka kapaciteten för assimilation men man ser inget universellt mönster mellan arter (Warner & Edwats, 1993). Andra egenskaper som kan påverkas av polyploidi är näringsanvändning och produktion av biomassa (Goldberg & Landa, 1991). En potentiell förklaring till varför polyploider tenderar att förekomma över större områden än sina diploida förfäder är att stora förändringar i fysiologiska egenskaper leder till förbättrad konkurrensförmåga (Goldberg & Landa, 1991). Polyploider är särskilt allmänna i nordliga regioner med kallt klimat (Brochmann m.fl., 2004).

## 1.1 Vintern ur växternas perspektiv

Växter i nordliga regioner är anpassade till stränga vintrar. Förhållanden som råder under vintern kan vara påfrestande för växterna. Den främsta stressfaktorn under vintern är kyla. Utsättning för kyla kan medföra mekaniska skador i växternas vävnader, kylan leder även till svårigheter för växten att ta upp vatten då vattnet i marken är fruset. Inkapsling i is och upprepade cykler av frysning och tining under vintern tär även hårt på växterna (Burke m.fl., 1976; Sakai & Larcher, 1987; Chabot & Hicks, 1982). Det är köldresistensen som till stor del begränsar arters geografiska utbredning i nordliga regioner (Öquist, 1983).

Växter har utvecklat olika övervintringsstrategier för att klara av eller undkomma de stränga vinterförhållandena. Raunkiaer (1907) gjorde upp ett system som delade in växter enligt hur växterna överlever ogynnsamma årstider, som till exempel vintern, med avseende på var växternas skott och knoppar befinner sig i förhållande till markytan. I Raunkiaers system indelades växterna i följande huvudgrupper: växter som har de övervintrande knopparna högt ovanför markytan (fanerofyter), växter som har de övervintrande knopparna som sitter nära men en bit ovanför marken (chamaefyter), växter som har knopparna vid markytan (hemikryptofyter) och växter som har knoppar skyddade djupt nere i marken (kryptofyter eller geofyter). Ettåriga växter har inga övervintrande knoppar utan övervintrar istället endast som frön (terofyter).

Beroende på var de övervintrande strukturerna sitter utsätts växterna för svåra vinterförhållanden i olika grad. Ettåriga växter övervintrar endast som frö och undgår till en följd av detta till stor del de stränga vinterförhållandena. Växter som finns under marken eller vid markytan skyddas till stor del av snö under de kallaste månaderna. Ett snötäcke skyddar växterna mot hård kyla då snön fungerar isolerande (Starr & Oberbauer, 2003). Om växterna till stor del befinner sig högt över markytan ovanför snötäcket exponeras dessa i stor grad för de hårda vinterförhållandena som råder.

Hos växter som exponeras för svåra vinterförhållanden ses flera anpassningar. Många växter har strukturer som förhindrar isbildning från att ske direkt på känsliga vävnader. Knoppfjäll som finns runt om bladen på knoppar är ett exempel på en sådan struktur och likaså behåring som finns på många vintergröna örtartade växter som till exempel *Fragaria vesca* (Åström m.fl., 2015b; Neuner m.fl., 2019). I växternas inre strukturer kan man också se anpassningar till att klara av kyla. Hos vissa växter med övervintrande blad kan man se att mesofyllvävnaden är luftigare än vanligt i strukturer som utsätts för kyla. Det luftiga mesofyllet gör att isbildning

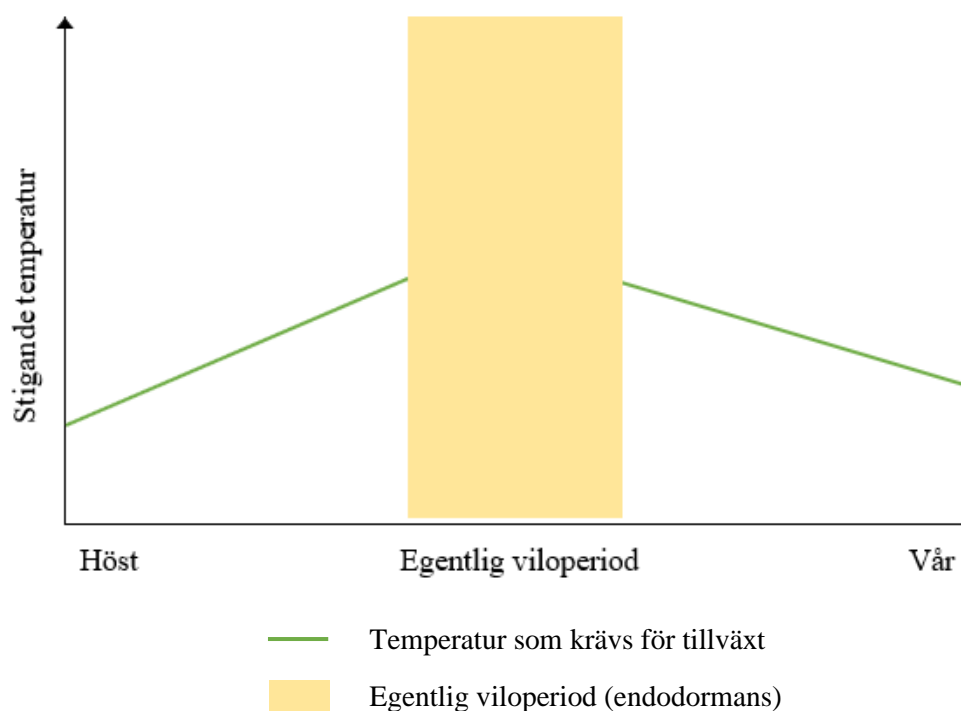
kan ske i cellmellanrummen, vilket skyddar växtcellerna från att skadas av isbildningen (Sakai & Larcher 1987). Det finns även många olika typer av anpassningar till kyla på biokemisk nivå. Exempel på biokemiska anpassningar som ökar köldtoleransen är ackumulering av socker genom spjälkningen av lagrade kolhydrater eller ackumulering av proteiner (Levitt, 1958; Leon m.fl., 2005).

Med vinterns ankomst har man traditionellt antagit att de flesta mångåriga växter avbryter sin tillväxt och går in i ett viloläge, dormans, som även har ett samband med köldtålighet (Hänninen, 2016). Dormans innebär att ingen synlig tillväxt sker. Dormansen har traditionellt delats in i två huvudfaser, endodormans och ekodormans (Hänninen, 2016; Lang m.fl., 1987).

Under hösten blir dagarna (fotoperioden) kortare och temperaturer sjunker, dessa är de vanligaste faktorerna som inducerar inledningen till dormansen hos växter (Nitsch, 1957; Heide & Prestrud, 2005; Hänninen, 2016). Den första fasen av dormansen, endodormans, innebär att tillväxt omöjliggörs av fysiologiska faktorer. Detta betyder att ingen tillväxt är möjlig fastän de yttre omständigheterna skulle vara gynnsamma för tillväxt. Endodormansen fortgår tills någon yttre faktor avbryter denna. Exponering för kalla temperaturer under en viss tid anses vara en av de vanligaste faktorerna som avbryter endodormansen, men även nattens längd föreslås ofta vara den reglerande faktorn. Det antas att knoppar hos träd är i endodormans-fasen under höst och tidig vinter (Hänninen, 2016).

Efter att endodormansen har brutits omöjliggör de fysiologiska faktorerna inte längre tillväxt och man pratar då om ekodormans (Hänninen, 2016; Lang m.fl., 1987). Ekodormans innebär att det är de yttre omständigheterna som är orsaken till dormansen, det vill säga ingen tillväxt sker eftersom de yttre omständigheterna är ogynnsamma. I nordliga trakter är det oftast låga temperaturer som begränsar tillväxten och upprätthåller ekodormansen. När temperaturen blir högre och således är gynnsam för tillväxt kommer tillväxten att starta (Hänninen, 2016; Lang m.fl., 1987). Dormansfenomet har främst undersökts hos knoppar hos buskar och träd och hos frön, men till viss del även hos örtartade växter (Hänninen, 2016; Baskin & Baskin, 1998; Yoshie & Yoshida, 1989). Det har antagits att dormans inte förekommer hos vegetativa förökningsenheter som till exempel groddknoppar då dessa saknar de strukturer som förnimmer yttre förhållanden som är kopplade till dormansfenomenet (Walck m.fl., 2010). I en studie på groddknoppar hos arten *Dioscorea polystacha* uppvisar dock groddknoppar dormansliknande fenomen (Walck m.fl., 2010).

En annan teori som förklarar dormansfenomenet formulerades av Vegis (1964). Vegis' teori (figur 1) har delvis varit bortglömd i forskningen under en lång tid. Vegis' teori om dormans säger att dormansfenomenet inte är tydligt uppdelat i två faser med endo- och ekodormans (Hänninen, 2016). Enligt Vegis (1964) samverkar dessa vilket tar sig i uttryck genom att temperaturen som inducerar tillväxt förändras under säsongen. Före en egentlig viloperiod kommer temperaturintervallet som är fördelaktigt för tillväxt att bli mindre, det vill säga att temperaturen som krävs för tillväxt blir högre mot den egentliga viloperioden. Efter att den egentliga viloperioden är förbi ses samma fenomen, temperaturen som krävs för tillväxt kort efter viloperioden är hög men blir lägre med tiden. Vegis teori tillämpades ursprungligen endast på knoppar hos buskar och träd, men teorin verkar även kunna appliceras på nordliga perenner (Hänninen, 2016; Yoshie & Yoshida, 1989; Vegis; 1964).



**Figur 1.** En schematisk illustration av Vegis' teori (1964) anpassad till finländska förhållanden med viloperiod under vintern. De gröna linjerna visar temperaturen som krävs för tillväxt. Det gula området är den egentliga viloperioden (endodormans) då ingen tillväxt är möjlig. Vegis' teori säger att temperaturen som krävs för tillväxt blir högre närmare den egentliga viloperioden. Detta gäller både före och efter den egentliga viloperioden. Under den egentliga viloperioden är ingen tillväxt möjlig överhuvudtaget.



Trots de hårda förhållanden med kyla och torka som till stor del råder under vintern är detta inte en period utan aktivitet hos växterna. Vintergröna växter har påvisats kunna utföra fotosyntes under vintern, även under snötäcket (Saarinen m.fl., 2016). Snötäcket fungerar isolerande vilket betyder att skillnaden i temperatur i luften och under snön kan vara betydande. Snön släpper dessutom igenom en del ljus (Starr & Oberbauer, 2003, Saarinen m.fl., 2016). Den gynnsamma temperaturen under snön tillsammans med ljuset som tränger igenom snötäcket betyder att assimilation möjliggörs. Hos *Vaccinium vitis-idaea* har betydande nivåer av assimilation konstaterats ske under snön (Saarinen m.fl., 2016). Hos *Fragaria vesca* bildas separata vinterblad som skiljer sig från sommarbladen. Vinterbladen kan upprätthålla en hög assimilationsnivå under vintern och torkar ut under våren då nya sommarblad bildas (Åström m.fl., 2015b). Vintern kan således vara en betydande period för assimilation för vintergröna växter. De vintergröna växterna har även en fördel då de snabbt kan påbörja assimilation och tillväxt då snötäcket smälter (Saarinen m.fl., 2011) vilket kan ha en fördel i konkurrensen med andra växter.

## **1.2 Försöksarten *Allium oleraceum***

*Allium oleraceum* L. (Amaryllidaceae), eller backlök (bild 2), är en lökbildande geofyt (kryptofyt) med sympodial förgrening som förekommer över stora delar av Europa. Arten växer på varierande växtplatser, den trivs på kalkhaltig mark och är vanlig på torra och friska ängar, på betesmarker, torrbackar, klippor, hållmarker, strandhedar, vägkanter, bryn och strandskogar (Mossberg & Stenberg, 2018; Åström m.fl., 2015a; Hæggström & Hæggström, 2010; Hæggström & Åström, 2005).

*Allium oleraceum* förökar sig både könligt och vegetativt. Den vegetativa förökningen sker genom bildande av groddknoppar i blomställningen och genom bildande av underjordiska dotterlökar. Bildande av groddknoppar är det klart dominerande förökningssättet (Fialová m.fl., 2014, Åström & Hæggström, 2004). Arten sätter frö i mindre utsträckning och frösättningen är starkt bunden till förekomsten av pollinerare. Vid extrem torka förökar sig arten endast vegetativt (Åström & Hæggström, 2004; Fialová m.fl., 2014), Trots alla belägg för frösättning hos arten är det ändå publicerat att *Allium oleraceum* är frösteril (Levan, 1933; Mossberg & Stenberg, 2018).

Efter bildandet av de vegetativa förökningsenheterna, groddknopparna eller dotterlökarna, påbörjas tillväxten först genom bildning av rötter. För groddknopparnas del är rötterna kontraktila och drar groddknoppen in i marken. Om väderförhållandena är fördelaktiga kan *Allium oleraceum* påbörja sin tillväxt redan under hösten och bilda blad. Om blad redan hunnit bildas under hösten övervintrar dessa som vintergröna och är även kapabla till tillväxt under vintern. Om ingen ovanjordisk tillväxt hunnit påbörjas under hösten övervintrar groddknopparna och dotterlökarna under jorden. Fortsatt utveckling påbörjas på



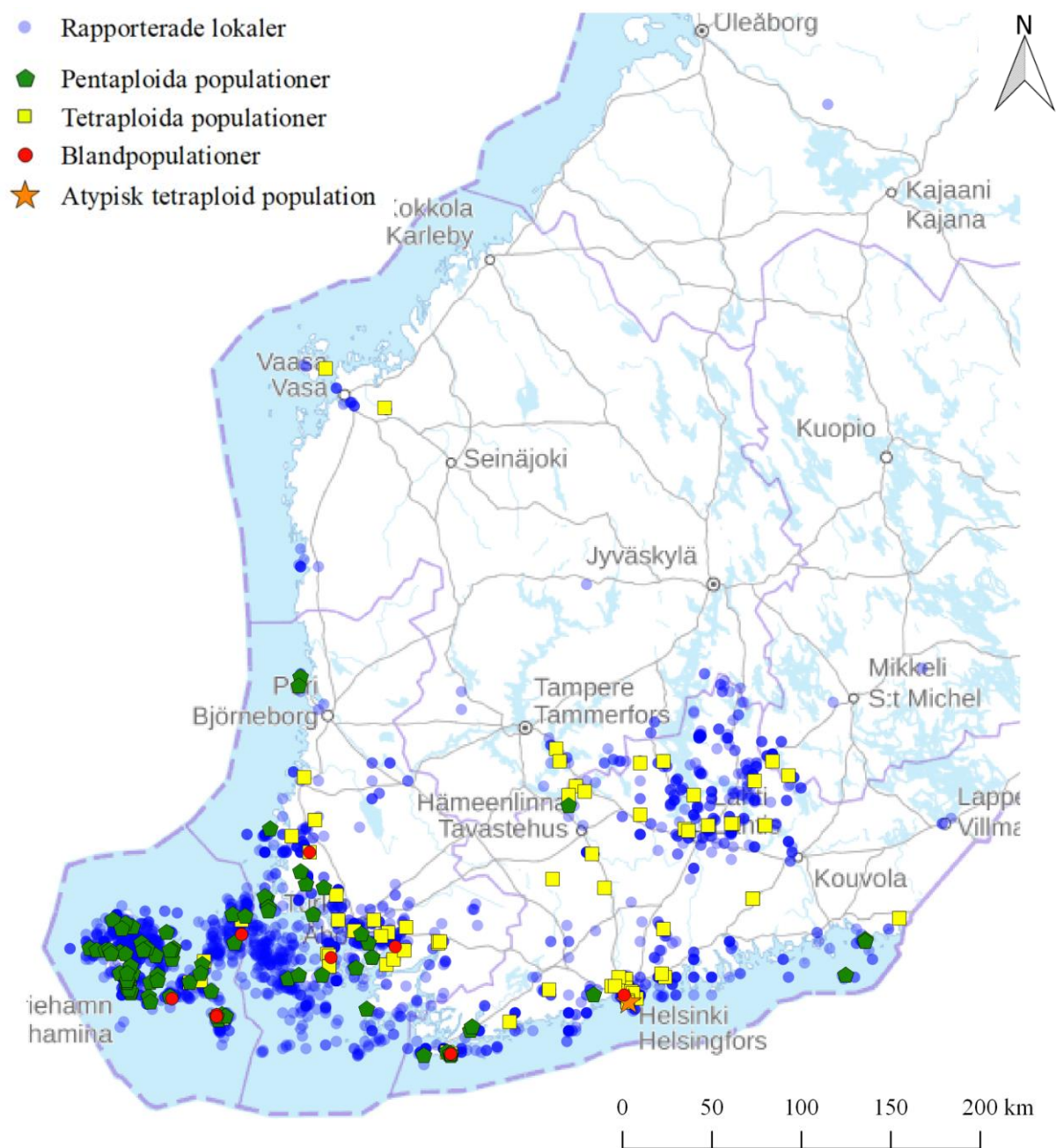
**Bild 1.** Blomställningen och groddknoppar hos *Allium oleraceum*. Enligt morfologin är individen sannolikt tetraploid. Bilden tagen 15 augusti 2019 i Kristinestad, Österbotten av skribenten.

våren och arten bildar då totalt två till fem blad. Efter att växterna har samlat energi i den underjordiska löken under några år med hjälp av de vegetativa ovanjordiska strukturerna kommer de att bilda en blomstjälk med en ansamling av groddknoppar och i denna ansamling bildas även blomknopparna. Blomningen sker till stor del efter att en stor del av bladen har torkat och i södra Finland sker blomningen i juli (Åström & Hæggström, 2004, Duchoslav, 2005; Hæggström & Hæggström, 2010; Åström & Saarinen, manuskript).

*Allium oleraceum* är en art som uppvisar polyploidi, det vill säga att det förekommer cytotyper med olika antal kromosomuppsättningar. Grundtalet för polyploiderna hos arten är åtta. Det har rapporterats fynd av sex olika cytotyper, av dessa är tetra-, penta- och hexaploider ( $2n=32$ ,  $2n=40$  och  $2n=48$ ) de mest allmänt förekommande men det förekommer även tri-, hepta- och oktaploider ( $2n=24$ ,  $2n=56$  och  $2n=64$ ) (Duchoslav m.fl., 2013). I Finland har det endast rapporterats fynd av tetra- och pentaploider (Åström m.fl., 2015a). De flesta populationer av *Allium oleraceum* i Finland består endast av en av cytotyperna, men det förekommer även blandpopulationer (karta 1). Pentaploida populationer förekommer främst i skärgården, på Åland och i Åboland, men även i Finska vikens skärgård. Tetraploida populationer dominerar på fastlandet i Åboland och längs Nylands kust och i inlandet. I Tavastland förekommer

tetraploida populationer. Av de studerade finländska populationerna utgörs 43,7% av tetraploider, 51,6% av pentaploider och de resterande 4,7% utgörs av blandpopulationer med de båda cytotyperna (Åström m.fl., 2015a). Baserat på dessa fynd och rapporterade fynd från grannländer har det föreslagits att pentaploider har introducerats till Finland västerifrån, från Sverige via Åland till fasta Finland och senare längs Nylands kust. De tetraploida populationerna i Tavastland är bundna till järnåldersaktivitet och historiska handelsrutter och kan således vara av östlig härkomst. Arten är således en arkeofyt i Finland (Åström m.fl., 2015a). Det har även hittats en tetraploid population på Sveaborg, Helsingfors som skiljer sig från övriga tetraploida populationer (Åström & Saarinen, manuskript).

I Finland ser man morfologiska skillnader mellan de olika cytotyperna. Den tetraploida cytotypen tenderar att vara mindre högvuxen än den pentaploida cytotypen och producerar många små gröna groddknoppar (bild 3), blommorna är vita och frösättningen är svag. Den pentaploida cytotypen är mera högvuxen, har färre groddknoppar som är violetterfärgade och blommorna skiftar mera i rosa och frösättningen är högre än hos den tetraploida cytotypen. (Hæggström & Hæggström, 2010; Åström & Hæggström, 2004). Den atypiska tetraploida cytotypen från Sveaborg skiljer sig morfologiskt från övriga tetraploider i Finland och denna bildar större groddknoppar som skiftar i violett.



**Karta 1.** Finländska populationer av *Allium oleraceum* för vilka cytotypen är känd (Åström m.fl., 2015a) är illustrerade med figurer av olika färg. Den atypiska tetraploida populationen på Sveaborg är även utmärkt. Rapporterade förekomster av arten är markerade med blått (Finlands artdatacenter, 2020). Områden med en hög frekvens av rapporterade förekomster är mörkare i färgen. Bakgrundskartan har laddats ner från Lantmäteriverkets filtjänst för avgiftsfritt data.

## 2. Målsättningar med Pro Gradu -projektet

Projektet utfördes som en del av en större helhet inom PECC-gruppen (*Plant Ecophysiology and Climate Change*) som fungerar vid Helsingfors universitet. Forskningsgruppen har pågående projekt inom vinterekologi hos flera olika arter och undersöker även *Allium oleraceums* biologi.

Försöksarten *Allium oleraceum* har studerats i mellersta och norra Europa. I Finland har man studerat artens försökningsbiologi (Åström & Hæggström, 2004) och utbredningsmönster hos de två cytotyperna som förekommer i Finland och morfologiska skillnader mellan dessa cytotyper (Hæggström & Åström, 2005; Åström m.fl., 2015a; Hæggström & Hæggström, 2010). Till viss del har skillnader mellan cytotyper med avseende på fenologi och artens förmåga till fotosyntes under varmare perioder under vintern undersökts (Alho, 2009; Åström m.fl., 2012; Åström & Saarinen, manuskript). Artens ekologi och biologi överlag har inte studerats i större utsträckning i finländska förhållanden.

I baltiska och centraleuropeiska förhållanden har försöksarten och skillnader mellan cytotyper undersökts i större utsträckning. Det har gjorts studier på förökningsstrategier och utbredningsmönster på likande sätt som i de finländska förhållandena och även morfologin har undersökts (Karpavičienė, 2012; Karpavičienė, 2002; Duchoslav, 2001a; Duchoslav, 2001b; Duchoslav m.fl., 2013; Fialová & Duchoslav, 2014). I Centraleuropa har man även studerat genetiska och ekologiska skillnader mellan cytotyper med avseende på förmåga till konkurrens och med avseende på fenologi (Duchoslav & Staňková, 2015; Duchoslav m.fl., 2010; Šafářová m.fl., 2011; Fialová & Duchoslav, 2014b; Ježilová m.fl., 2015; Duchoslav, 2009). De tydliga morfologiska skillnader som finns mellan de olika cytotyperna ses inte mellan cytotyperna i Centraleuropa. Mellan cytotyperna i Centraleuropa observeras skillnader mellan olika cytotyper med avseende på ekologi.

Dormansfenomenet är något som endast har undersökts i liten utsträckning hos vegetativa förökningsenheter som groddknoppar.. Groddknoppar hos *Dioscorea polystachya* har uppvisat ett fenomen som liknar dormans och därmed skulle det kunna antas att ett liknande fenomen kan förekomma även hos groddknoppar hos andra arter (Walck m.fl., 2010).

Projektets grundläggande målsättning är att ge mera information om *Allium oleraceum* som förekommer i finländska förhållanden. Projektet kommer att ge information om artens fenologi och kan peka på skillnader mellan cytotyper som kan fungera som grund för vidare

undersökningar. Projektet strävar även efter att ge information om växters vinterekologi och visa på ifall det förekommer liknande fenomen som dormans även hos groddknoppar.

## **2.1 Projektets frågeställningar**

### **I. Finns det skillnader mellan cytotyperna med avseende på groddknopparnas vikt?**

*Hypotes*<sup>1</sup>: Groddknopparna som ingår i försöket följer tidigare resultat. Tidigare undersökningar tyder på att pentaploida groddknoppar är större än tetraploida groddknoppar från finländska populationer. Groddknoppar från den atypiska tetraploida populationen har även rapporterats vara större än groddknoppar hos övriga tetraploida populationer.

### **II. Finns det finns skillnader mellan cytotyperna med avseende på groddknopparnas tillväxtstart och bladens längdtillväxt?**

*Hypotes*<sup>2</sup>: Tillväxtstarten hos groddknopparna och bladens längdtillväxt skiljer sig hos de tre cytotyperna och förväntas avspegla förhållandena på de huvudsakliga utbredningsområdena för de olika cytotyperna.

*Hypotes*<sup>3</sup>: Den atypiska tetraploida cytotypen från Sveaborg kommer att skilja sig avsevärt från de två övriga cytotyperna med avseende på groddknopparnas tillväxtstart och bladens längdtillväxt.

### **III. Påverkas groddknopparna av någon typ av dormansfenomen?**

*Hypotes*<sup>4</sup>: Tillväxt hos groddknopparna förväntas ses i snabbare takt och i lägre temperaturer i februari än i december i enlighet med Vegi's teori om dormans.

*Hypotes*<sup>5</sup>: Hos den atypiska tetraploida cytotypen från Sveaborg har tidpunkten för försöken i tillväxtskåpen inte en lika stor effekt som för de två cytotyperna från Tvärminne.

### **IV. Kan tillväxtstart hos groddknoppar och längdtillväxt hos blad ske under vintern?**

*Hypotes*<sup>6</sup>: Tillväxtstart hos groddknoppar och tillväxt av blad förväntas ske under vintern.

### 3. Material och metoder

#### 3.1 Insamling av material

Groddknopparna samlades in från tidigare kända naturliga populationer i Nyland för vilka kromosomtalet var känt (Åström m.fl., 2015a). Groddknoppar från tetra- och pentaploida individer samlades in från en blandpopulation i Tvärminne, Hangö medan groddknoppar från en morfologiskt atypisk tetraploid population samlades in på Sveaborg, Helsingfors. Vid insamlingen skiljdes cytotyperna åt visuellt på basen av växternas morfologi (Åström m.fl., 2015a). Hädanefter benämns dessa tre olika ursprung *cytotyper* och de olika cytotyperna benämns Tvärminne  $2n = 32$  (tetraploid från Tvärminne), Tvärminne  $2n = 40$  (pentaploid från Tvärminne) och Sveaborg  $2n = 32$  (atypisk tetraploid från Sveaborg).

Groddknopparna från Tvärminne i Hangö samlades in vid Tvärminne Zoologiska Station, ungefär 10 meter väster om parkeringsplatsen på södra sidan om vägen (karta 2). Koordinaterna för området är 6642770:328977 (koordinater i KKS-format; tagna från Kartplatsen, Lantmäteriverket). Växtplatsen kan beskrivas som ett vägdike inklusive en vägkant och åkerren. Vegetationen där består av frisk-torr ängsväxtlighet. Från blandpopulationen vid parkeringsplatsen samlades groddknoppar in av cirka 65 tetraploida individer och 100 pentaploida individer. Groddknopparna samlades in 8.8.2018.

På Sveaborg i Helsingfors samlades groddknoppar in på ett bergigt område på norra delen av Vargön (bild 2), cirka 80 meter väster om bron till Stora Östersvartö (karta 2). Koordinater för insamlingsplatsen är 667209:338830 (KKS). Växtplatsen kan beskrivas som en hållmarkstorräng. Följearter är till exempel *Viola tricolor*, *Potentilla argentea* och *Trifolium repens*. Groddknoppar insamlades av 30 individer 7.8.2018.

Groddknopparna samlades in från blandpopulation i Tvärminne för att säkerställa att de två cytotyperna har utsatts för samma miljöfaktorer så att detta inte skulle vara en faktor i experimentet.



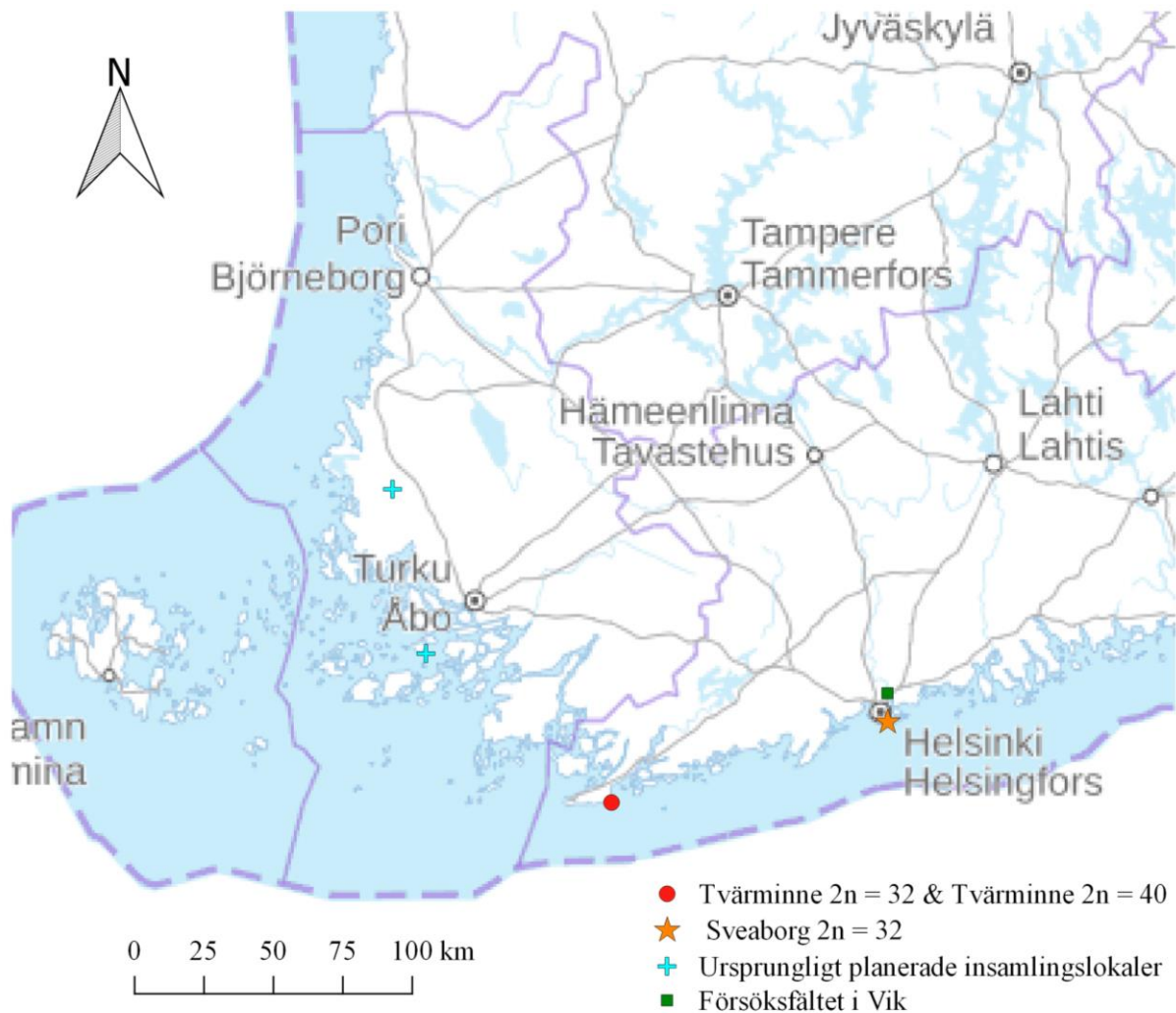


**Bild 2.** Växtplatsen för den morfologiskt atypiska tetraploida populationen av *Allium oleraceum* på Sveaborg. Populationen förekommer på hällmarkstorrängen ovanpå berget. Bilden tagen 30 maj 2019 av skribenten.

Enligt den ursprungliga planen skulle groddknopparna av typiska tetra- och pentaploida individer samlas in i Åboland (karta 2). Insamlingen skulle ske vid Saari gård i Mietois, Virmo (KKS 673538:321871) eller vid färjefästet på Aaslaluoto i Rimito, Nådendal (KKS 669665:322208) eftersom det förekommer tillräckligt stora blandpopulationer av de två cytotyperna på dessa lokaler. På grund av den exceptionellt varma och torra sommaren fanns det endast ett fåtal, småväxta individer på respektive ställe. Även övrig vegetation hade lidit av torkan, det förekom till exempel vissnade exemplar av *Hylotelephium telephium* vid lokalen i Virmo. Blandpopulationen i Tvärminne hade klarat sig trots torkan och därmed kunde groddknoppar insamlas därifrån.

Efter att groddknopparna samlats in förvarades de i papperspåsar i ett utrymme där temperaturen fluktuerade enligt utetemperaturen och groddknopparna hölls torra. Groddknopparna förvarades i dessa förhållanden fram till starten av experimentet.





**Karta 2.** Insamlingslokalerna för groddknopparna som användes i projektet, Tvärminne, Hangö och Sveaborg, Helsingfors. Utomhusförsöken av projektet utfördes på försöksfältet i Vik, Helsingfors. På de lokaler som groddknopparna ursprungligen planerades samlas in hade populationerna av *Allium oleraceum* drabbats hårt av den heta och torra sommaren. Bakgrundskartan har laddats ner från Lantmäteriverkets fältjänst för avgiftsfritt data.

### 3.2 Experimentets utförande

#### 3.2.1 Vägning av groddknoppar

Vid starten av experimentet, 18.8.2018, vägdes 80 slumpmässigt utvalda groddknoppar (bild 3) av varje cytotyp separat med 0,1 g noggrannhet. För vägningen användes en analysvåg (Radwag AS 220/X).



**Bild 3.** Slumpmässigt utvalda groddknoppar av de tre cytotyperna, Sveaborg  $2n = 32$ , Tvärminne  $2n = 32$  & Tvärminne  $2n = 40$ . Skalan 1 cm. Bilden tagen 17 september 2018 av skribenten.

#### 3.2.2 Utomhusförsök

Kort efter vägningen startades tillväxtförsöket. För plantering av groddknopparna användes svarta sålådor av plast (bild 5a-c) med dräneringshål. Varje sålåda hade 54 fack (9 x 6), de enskilda konformade facken hade en bredd på 45 mm och ett djup på 65 mm. Som växtunderlag användes kommersiell trädgårdsmylla (se bilaga 1 för specifikation). Tillväxtförsöket skedde på PECC-gruppens inhägnad på försöksfälten i Vik, Helsingfors (Karta 2; bild 5a & 5c; KKS: 668120:339041)

Tillväxtexperimentet påbörjades i mitten av september; de tetraploida groddknopparna från Sveaborg planterades 14.9.2018 medan de tetra- och pentaploida groddknopparna från Tvärminne planterades 17.9.2018. Varje cytotyp planterades i 12 sålådor och till detta användes 648 slumpmässigt utvalda groddknoppar. Sålådorna fylldes till brädden med mylla och sedan gjordes ett några millimeter djupt hål i mitten var en groddknopp sattes. Därefter jämnades

myllan ut för att sedan vattnas. Sålådorna numrerades och redan vid experimentets start delades de tre cytotyperna in i mindre grupper. Fem sålådor av varje cytotyp avsattes för försöken i tillväxtskåp i december respektive februari, medan två sålådor av varje cytotyp avsattes för att vara utomhus under hela vintern. De olika grupperna grupperades skilt (bild 5a) på försöksfältet för att underlätta intagning till tillväxtskåp i händelse av riklig snömängd.

Sålådorna kontrollerades för eventuella tecken på tillväxt. Med tillväxt menas här groddknoppar som påbörjat tillväxten och för vilka ett blad observeras ovanför jordytan för första gången, hädanefter kommer detta att benämnas *tillväxtstart*. Under början kontrollerades sålådorna tre gånger per vecka tills den första groddknoppen som startat sin tillväxt observerats, därefter gjordes kontroller mer ofta under perioder med mycket tillväxtstart. Bevattnings med kranvatten gjordes enligt behov. Kontrollobservationer och bevattnings gjordes endast då marken var snöfri, eftersom redan ett tunt lager snö omöjliggjorde kontroll (bild 5c). Under hösten 2018 gjordes kontroller följande datum: 17.9, 19.9, 21.9, 24.9, 28.9, 1.10, 2.10, 3.10, 4.10, 6.10, 8.10, 9.10, 10.10, 12.10, 15.10, 18.10, 19.10, 21.10, 22.10, 23.10, 24.10, 26.10, 28.10, 30.10, 31.10, 2.11, 5.11, 8.11, 9.11, 11.11, 12.11, 13.11, 14.11, 16.11, 2.12, 8.12 och 11.12. Under våren 2019 gjordes kontrollobservation vid följande tillfällen: 29.3, 4.4, 10.4, 18.4 och 25.4.

Mätningar av bladens längd gjordes en gång precis före ett bestående snötäcke bildades i december. Efter att snötäcket hade smultit under våren följdes tillväxten med under några veckor genom regelbundna mätningar. Tidpunkten för mätningen i december 2018 var 11.12 och under våren 2019 gjordes mätningarna 29.3, 4.4, 10.4, 18.4 och 25. Mätningarna gjordes med måttband med 1 mm noggrannhet. Längden av bladen mättes från jordytan till dess topp. Längden kunde mätas från jordytan eftersom det antogs att jorden redan satt sig till en följd av tidigare bevattnings. Om växterna bildade ytterligare blad på stjälken mättes även dessa. Hädanefter kommer bladens längdtillväxt att benämnas *tillväxt*.

### 3.2.2 Experiment i tillväxtskåp

Försök i tillväxtskåp gjordes vid två olika tidpunkter under vintern. Tillväxtskåpen som användes för experimentet var Sanyo MLR-350 (och Panasonic MLR-350) - versatile environmental test chamber (bild 5b).

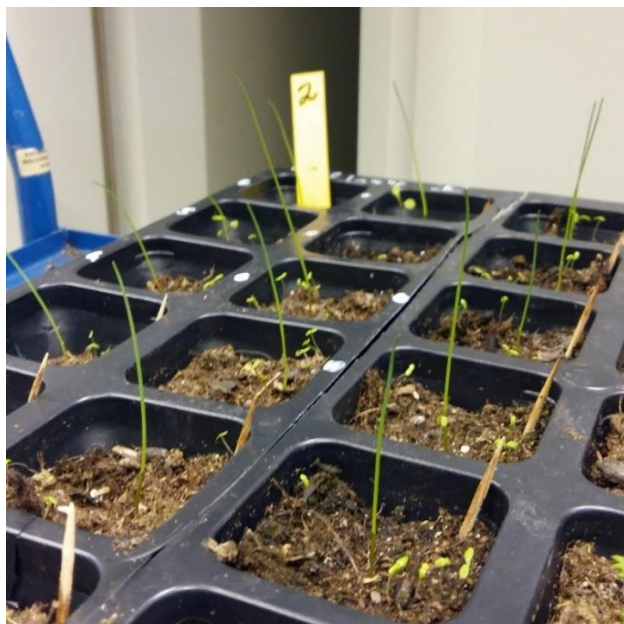
För experimentet användes fyra tillväxtskåp med olika temperaturer, temperaturen i ett och samma skåp hölls konstant under hela experimentet. Temperaturerna som användes var 5 °C,

10 °C, 15 °C och 20 °C. Dygnsrytmen i tillväxtskåpen var konstant, 8 h ljus (klockan 8–16) och 16 h mörker (klockan 16–08). Ljusintensiteten hölls på näst lägsta möjliga nivå (2 ljusrör var påslagna) för att säkerställa att ljuskällan inte skulle påverka temperaturen i tillväxtskåpet märkvärt.

Av varje cytotyp användes 66(-72) individer för försök i varje temperatur under vardera försöksmånad. De olika grupperna placerades på olika hyllor i tillväxtskåpen (bild 5b). Fastän skåpen är inställda på en viss temperatur kan en jämn temperatur inte garanteras. För att eliminera effekterna av dessa temperaturojämnheter cirkulerades hyllornas position i tillväxtskåpen.

Tidpunkten för försöken i tillväxtskåp var december och februari och försöken pågick i ungefär en månads tid. Hädanefter kommer tidpunkten för försöken i tillväxtskåpen att benämnas *försöksmånad*. Under försöken följdes tillväxtstarten upp hos de olika cytotyperna och längden på bladen mättes på samma sätt som på försöksfältet under hösten. Till en början gjordes tre gånger per vecka, men senare under försöken gjorde kontroller och mätningar mera sällan. Bevattning skedde enligt behov. I försöksomgången i februari mättes och kontrollerades växterna första gången efter att de flyttats inomhus, eftersom sålådorna var täckta av ett tjockt lager is.

Försöken i tillväxtskåpen påbörjades 3.12.2018 och 4.2.2019. Observationer och mätningar gjordes under följande datum under hösten 2018: 3.12, 5.12, 7.12, 10.12, 12.12, 14.12, 17.12, 19.2 och 21.12. Under våren gjordes observation och mätningar under följande datum: 5.2, 6.2, 8.2, 11.2, 13.2, 15.2, 19.2, 22.2 och 25.2.



**Bild 4.** Tillväxt hos den pentaploida cytotypen Tvärminne  $2n=40$  som hade förvarats i temperaturen 10 °C under försöket i tillväxtskåp som påbörjades i februari 2020. Bilden tagen 5 mars 2019 av skribenten.





**Bild 5a-c.** *a).* Sålådornas placering på försöksfältet. Sålådorna har redan grupperats i inomhusförsök (dec), inomhusförsök (feb) och försök utomhus. *b).* försök i tillväxtskåp. *c).* redan ett tunt lager snö omöjliggjorde kontroll av ny tillväxt. Bilderna tagna (a) 2 november 2018, (b) 5 december 2018 & (c) 14 december 2018 av skribenten.

### *3.3 Temperaturuppföljning utomhus och data över snödjup*

Den marknära temperaturen på 10 cm höjd från marken uppföljdes på försöksfältet under hela experimentperioden. Endast den marknära temperaturen registrerades eftersom denna är den faktiska temperaturen som växterna utsätts för. Temperaturen mättes med hjälp av två separata temperatursensorer (iButtons®, DS1922L-F5 thermochrons; Homechip Ltd., UK) som skyddades av ett strålskydd gjort av ett vitt PVC-plaströr (längd: 20 cm, Ø: 6 cm). Temperatursensorerna var placerade på båda sidorna om försöksområdet. Sensorerna registrerade temperaturen en gång i timmen.

Data över snödjup vid observationsstationen i Gumtäkt, Helsingfors har laddats ner från meteorologiska institutets öppna databas.

### *3.4 Statistisk analys av resultat*

De statistiska analyserna av resultaten gjordes med programvaran IBM SPSS Statistics 25.0.

För analys av tillväxtstarten hos groddknoppar användes överlevnadsanalys (survival analysis). För skillnader mellan tillväxtstarten för de olika cytotyperna i de olika temperaturerna under de två försöksmånaderna användes överlevnadsanalysen Kaplan-Meier. Post-hoc analysen gjorde med Mantel-Cox-analys. Vid analys av betydelsen av de olika faktorerna (temperatur, månad, cytotyp) för tillväxtstarten i tillväxtskåpen användes överlevnadsanalysen Cox-regressionsanalys. För försöken i tillväxtskåp togs endast groddknoppar som inte påbörjat sin tillväxt vid inomhusförsökens början med i analysen. På samma sätt togs endast groddknoppar som inte påbörjat sin tillväxt vid det första observationstillfället under våren med i analysen av tillväxtstart under våren.

För analys av tillväxten användes variansanalys för upprepade mätningar (repeated measurements ANOVA). För post-hoc analys användes Tukey HSD. Endast groddknoppar som redan startat sin tillväxt vid respektive försök (försöken i tillväxtskåp och försöken utomhus under våren) togs med i analysen.

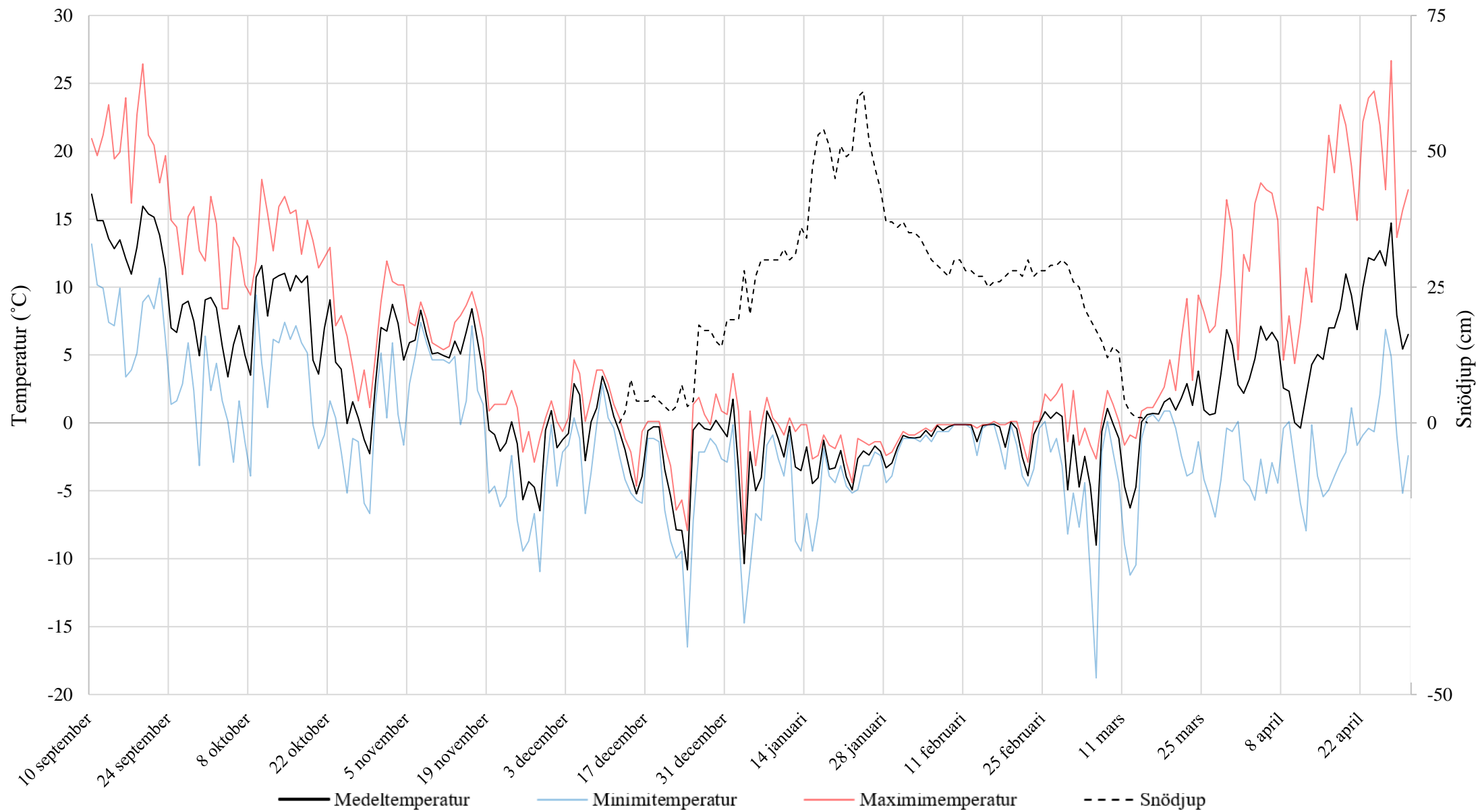
## 4. Resultat

### 4.1 Temperatur och snötäcke

Temperaturen mättes på försöksfältet i Vik i omedelbar anslutning till försöksväxterna under hela försöket och information om snödjup togs från Meteorologiska institutets öppna databas (figur 2).

Under början av hösten då groddknopparna planterades låg medeltemperaturen över 10 °C under de två första veckorna. Maximitemperaturen översteg de flesta dagar 20 °C och temperaturen under natten sjönk sällan under 5 °C. Hösten blev gradvis kallare och den första natten med frost inföll den 29.9.2018 varefter några frostnätter till förekom veckorna efteråt, men medeltemperaturen hölls ändå kring 5–10 °C. I november var vädret förhållandevis varmt fram till 19.11.2018 efter vilket medeltemperaturen till den största delen låg under 0 °C. Decembers första hälft var också relativt mild med många dagar med medeltemperaturer över 0 °C. Den första snön föll 13.12.2018 men snötäcket var relativt tunt fram till årsskiftet då snödjupet uppgick till över 5 cm. I och med att snötäcket blev tjockare under januaris första hälft kom snön att fungera isolerande och inga stora fluktuationer i temperaturen observerades förrän i början av mars. Snötäcket hölls intakt från att den första bestående snön föll fram till att snötäcket smalt i mitten av mars. Under största delen av januari var snötäcket över 25 cm tjockt och under januaris andra hälft uppgick tjockleken på snötäcket till över 60 cm. Hela februari hölls snötäcket av en tjocklek på över 25 cm. Medan snötäcket var tjockt hölls temperaturen till största delen mellan 0 °C och -5 °C (-10 °C). Snötäcket började smälta först i månadsskiftet februari-mars och smalt då helt och hållet före mitten av mars varefter stora fluktuationer i temperaturen började observeras. Dagarna blev snabbt varma medan nätterna ännu var kalla med många frostnätter, men medeltemperaturen hölls efter snösmältningen alltid över 0 °C och den uppmätta maximitemperaturen uppgick ofta till över 15 °C





**Figur 2.** Medeltemperatur (heldragen svart linje), maximi- (heldragen röd linje) och minimitemperaturer (heldragen blå linje) som uppmättes med två iButtons®-temperatormätare på försöksfältet i Vik, Helsingfors i direkt anslutning till växterna som ingick i experimentet. Data över snödjup (streckad svart linje) i Gumtåkt, Helsingfors har laddats ner från Meteorologiska institutets öppna databas.



#### 4.2. Groddknopparnas vikt

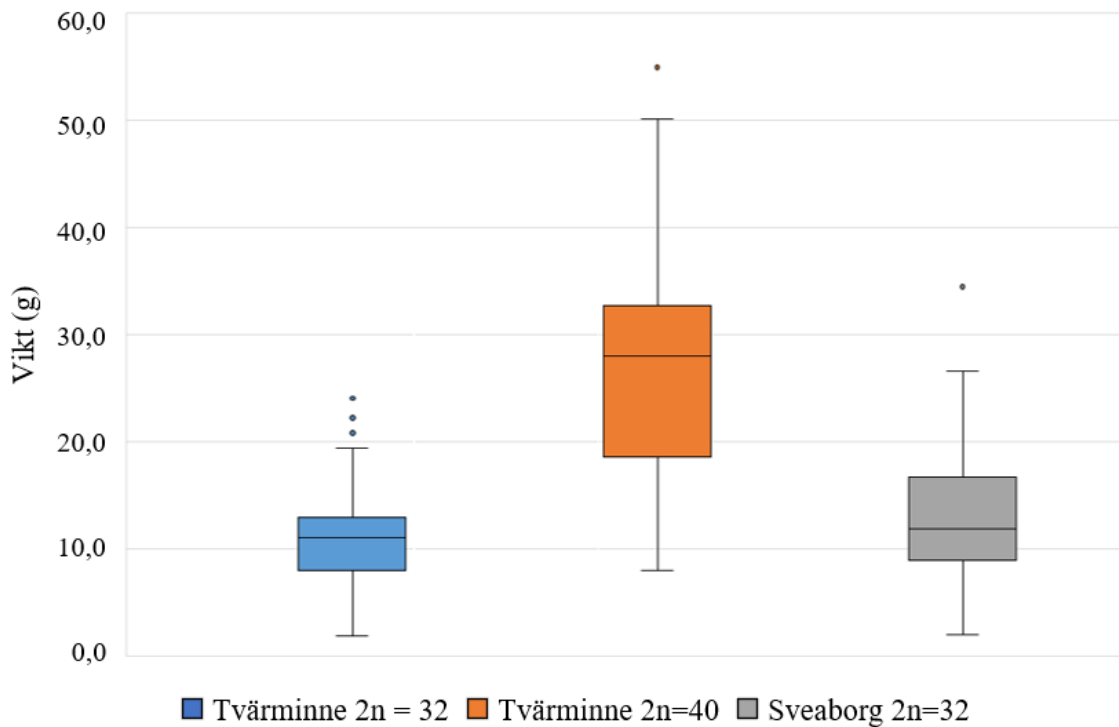
Vid analys av groddknopparnas vikt (figur 3) framkom det en signifikant skillnad mellan de olika ursprungen ( $F=110,641$ ,  $p < 0,001$ ). *Post hoc*-analysen visade det finns en signifikant skillnad mellan gruppen Tvärminne  $2n = 40$  och de två olika grupperna Sveaborg  $2n = 32$  ( $p < 0,001$ ) och Tvärminne  $2n = 32$  ( $p < 0,001$ ), medan skillnaden mellan de två sistnämnda grupperna inte var signifikant ( $p = 0,246$ ).

Groddknopparna från cytotypen Tvärminne  $2n = 40$  hade den största medelvikten men hos denna cytotyp var variationen mellan groddknoppar stor (medelvikt = 27,4 g, standardavvikelse = 10,85 g). Gruppen från Sveaborg hade de näst största groddknopparna (medelvikt = 12,7 g, standardavvikelse = 6,5 g) medan gruppen Tvärminne  $2n = 32$  tenderade att ha de minsta groddknopparna (medelvikt = 10,7 g, standardavvikelse = 4,4 g). Lägg märke till att väl att skillnaden mellan de två sistnämnda grupperna inte är signifikant.

**Tabell 1.** Resultaten av analyserna av groddknopparnas vikt. I den övre tabellen visas signifikansvärdet och F-värdet av ursprungets betydelse för groddknopparnas vikt. I den nedre tabellen visas resultaten av en *post-hoc* analys (Tukey HSD) i en parvis jämförelse mellan de olika grupperna.

VIKT	F	P
Ursprung	110,641	<b>&lt;0,001</b>

Post hoc, P-värde	Sveaborg $2n = 32$	Tvärminne $2n = 32$	Tvärminne $2n = 40$
Sveaborg	-	0,246	<b>&lt;0,001</b>
Tvärminne $2n = 32$	0,246	-	<b>&lt;0,001</b>
Tvärminne $2n = 40$	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	-



**Figur 3.** Groddknopparnas vikt hos *Allium oleraceum* enligt cytotyp. Analys av groddknopparnas vikt gjordes på 80 stycken slumpmässigt utvalda groddknoppar av varje cytotyp. Figuren visar median, medeltal och standardfel för de olika grupperna, även avvikande värden (s.k. outliers) finns i figuren. De olika cytotyperna illustreras med olika färger: Tvärminne 2n = 32 (blå), Tvärminne 2n = 40 (orange) och Sveaborg 2n = 32 (grå).

### ***4.3. Tillväxtstarten på försöksfältet under hösten***

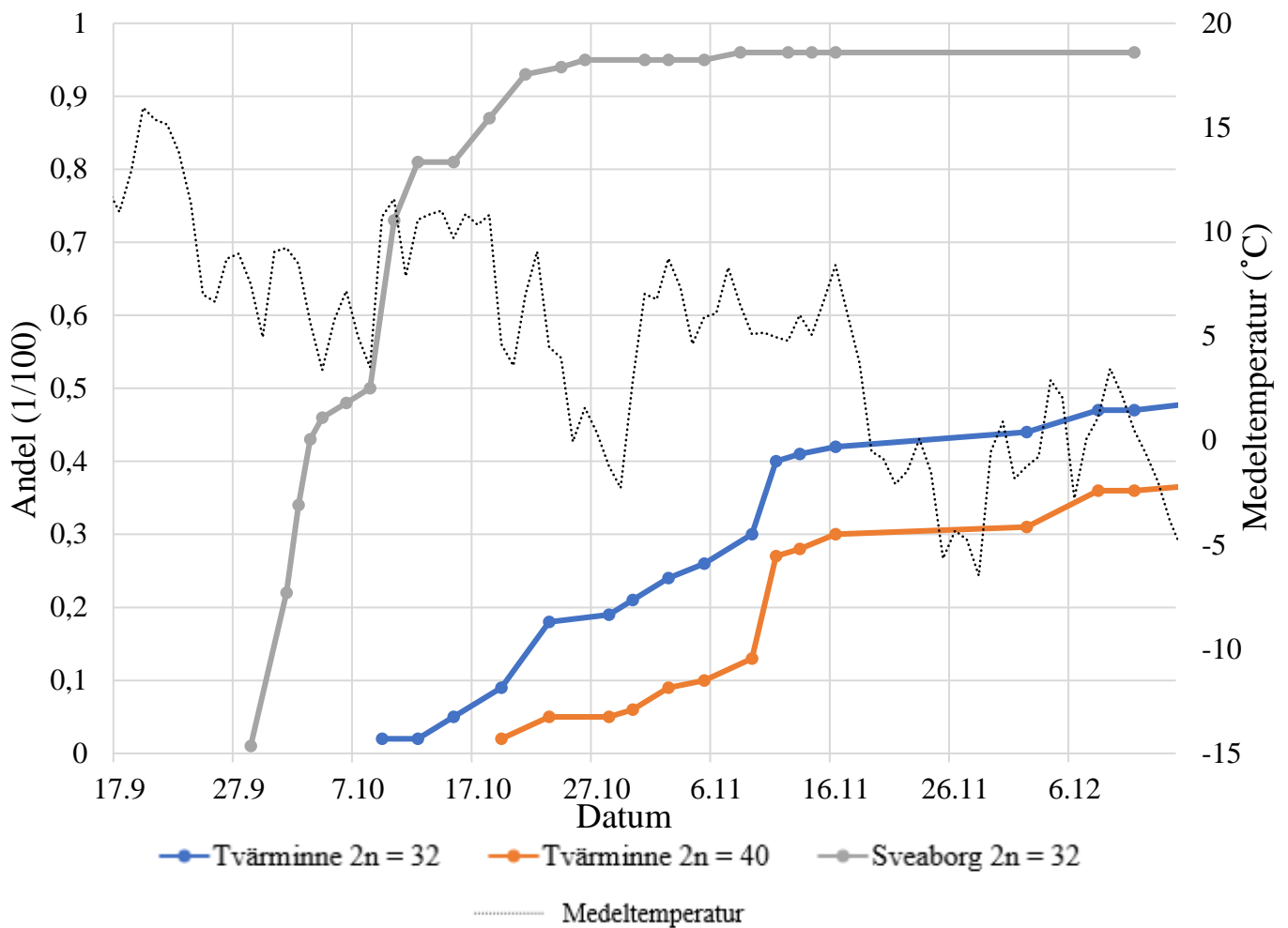
För alla cytotyper observerades tillväxtstart på försöksfältet under hösten (figur 4). Vid analys av tillväxtstarten för groddknoppar hos de olika cytotyperna Sveaborg  $2n = 32$ , Tvärminne  $2n = 32$  och Tvärminne  $2n = 40$  så framkom en signifikant skillnad mellan cytotyperna ( $p < 0,001$ ). Post hoc analysen visade att alla cytotyper skiljer sig signifikant från varandra (tabell 2).

Tillväxt observerades först hos gruppen från Sveaborg  $2n = 32$ . Redan 14 dagar efter att groddknoppar satts i mull observerades den första tillväxten. Ytterligare tillväxtstart observerades hos groddknoppar hos cytotypen med snabb takt efter att den första tillväxtstarten hade observerats. Under de 38 första dagarna skedde tillväxtstart hos groddknoppar med snabb takt. Vid observationstillfället 38 dagar efter att groddknopparna lagts i mull hade 600 groddknoppar startat sin tillväxt vilket utgör 92,1 % av det totala antalet groddknoppar. Efter detta var antalet nya groddknoppar som påbörjade sin tillväxt lågt. Vid det sista kontrolltillfället 88 dagar efter att groddknopparna satts i mull var antalet groddknoppar som inte påbörjat sin tillväxt 14 (2,2%).

För cytotypen Tvärminne  $2n = 32$  observerades den första tillväxtstarten 25 dagar efter att groddknopparna satts i mylla. Andelen nya groddknoppar som påbörjade sin tillväxt under de efterkommande kontrolltillfällena ökade långsamt men stadigt. En tillfällig stor ökning av tillväxtstarten observerades i början av november. Vid det sista kontrolltillfället i december hade 304 groddknoppar påbörjat sin tillväxt vilket utgör 46,6% av det totala antalet groddknoppar. Vid det sista kontrolltillfället var antalet groddknoppar som inte påbörjat sin tillväxt 346 (53,4%).

Tillväxtstart observerades för första gången 35 dagar efter att groddknopparna satts i mull hos cytotypen Tvärminne  $2n = 40$ . Under de nästkommande kontrolltillfällena hade ytterligare tillväxtstart observerats och ytterligare tillväxtstart observerades med relativt jämn takt under största delen av försöksperioden på hösten. Liksom som hos groddknopparna hos cytotypen Tvärminne  $2n = 32$  sågs även en tillfällig snabb ökning av antalet groddknoppar som påbörjat sin tillväxt i början av november. Vid det sista kontrolltillfället i december uppgick antalet groddknoppar som inte påbörjat sin tillväxt till 417 (64,4%)

Formen på tillväxtkurvan är liknande för de två cytotyperna från Tvärminne. Tillväxten sker relativt jämnt under observationsperioden.



**Figur 4.** Andelen groddknoppar hos *Allium oleraceum* som påbörjade sin tillväxt (tillväxtstart) på försöksfältet i Vik under hösten som en funktion av tiden. De olika cytotyperna illustreras med linjer av olika färg, Tvärminne  $2n = 32$  (blå), Tvärminne  $2n = 40$  (orange) och Sveaborg  $2n = 32$  (grå). Tidpunkten för observationer är markerade med punkter på linjerna. X-axeln visar tiden och Y-axeln visar andelen av groddknoppar som påbörjat sin tillväxt. Medeltemperaturen är utmärkt med en prickad linje.

**Tabell 2.** Resultaten av den statistiska analysen på tillväxtstarten på försöksfältet under hösten. I den övre tabellen ses resultaten över försöket i sin helhet och i den nedre ses resultaten av den parvisa *post hoc* analysen (Mantel-Cox) mellan de olika cytotyperna.

TILLVÄXTSTART	Chi-square	P
Ursprung	1192,140	<b>&lt;0,001</b>

Post hoc, P-värde	Sveaborg $2n = 32$	Tvärminne $2n = 32$	Tvärminne $2n = 40$
Sveaborg $2n = 32$	-	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
Tvärminne $2n = 32$	<b>&lt;0,001</b>	-	<b>&lt;0,001</b>
Tvärminne $2n = 40$	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	-

## 4.4 Försöken i tillväxtskåp

### 4.4.1 Tillväxten i tillväxtskåpen

Under försöken i tillväxtskåp observerades tillväxt hos alla de olika cytotyperna under de båda försöken i tillväxtskåp (hädanefter försöksmånaderna månaderna) och i alla temperaturer (figur 5a-f, bilaga 3). Vid analys av tillväxten framkom att alla de tre variablerna; temperatur ( $F=592,937$ ,  $p < 0,001$ ), cytotyp ( $F=36,289$ ,  $p < 0,001$ ), och försöksmånad ( $F=470,907$ ,  $p < 0,001$ ) var signifikanta faktorer med avseende på tillväxten. Temperaturen var faktorn med den största effekten (Partial Eta squared = 0,677), följt av försöksmånad (Partial Eta squared = 0,357) och cytotyp (Partial Eta squared = 0,079). När dessa faktorer analyserades för samverkan för alla kombinationer av faktorer (tabell 3).

Temperaturen har en positiv effekt på tillväxten hos alla cytotyper. Tillväxten tenderar att vara störst i den högsta temperaturen och lägst i den lägsta temperaturen (figur 5a-f). Tillväxten tenderar även att vara större i februari än i december förutom i den allra lägsta temperaturen (bilaga 2a). Cytotyperna skiljer sig inte åt från varandra förutom i några enstaka fall (bilaga 2c).

**Tabell 3.** Resultaten av den statistiska analysen med *Repeated measurements Anova* på försöken i tillväxtskåpen med avseende på tillväxten. I tabellen visas F-värde, P-värdet och Partial Eta squared för alla de olika faktorerna (cytotyp, försöksmånad och temperatur) och alla kombinationer av samverkan mellan dessa.

TILLVÄXT	F	P	Partial Eta Squared
Cytotyp	3359,524	<0,001	0,798
Försöksmånad	36,289	<0,001	0,079
Temperatur	470,907	<0,001	0,357
Cytotyp * Försöksmånad	592,937	<0,001	0,677
Cytotyp * Temperatur	10,639	<0,001	0,024
Försöksmånad * Temperatur	8,978	<0,001	,060
Cytotyp * Försöksmånad*Temperatur	56,584	<0,001	0,167

Post hoc-testet visade att alla cytotyper skiljer sig från varandra och likaså var skillnaderna mellan alla temperaturer signifikant.

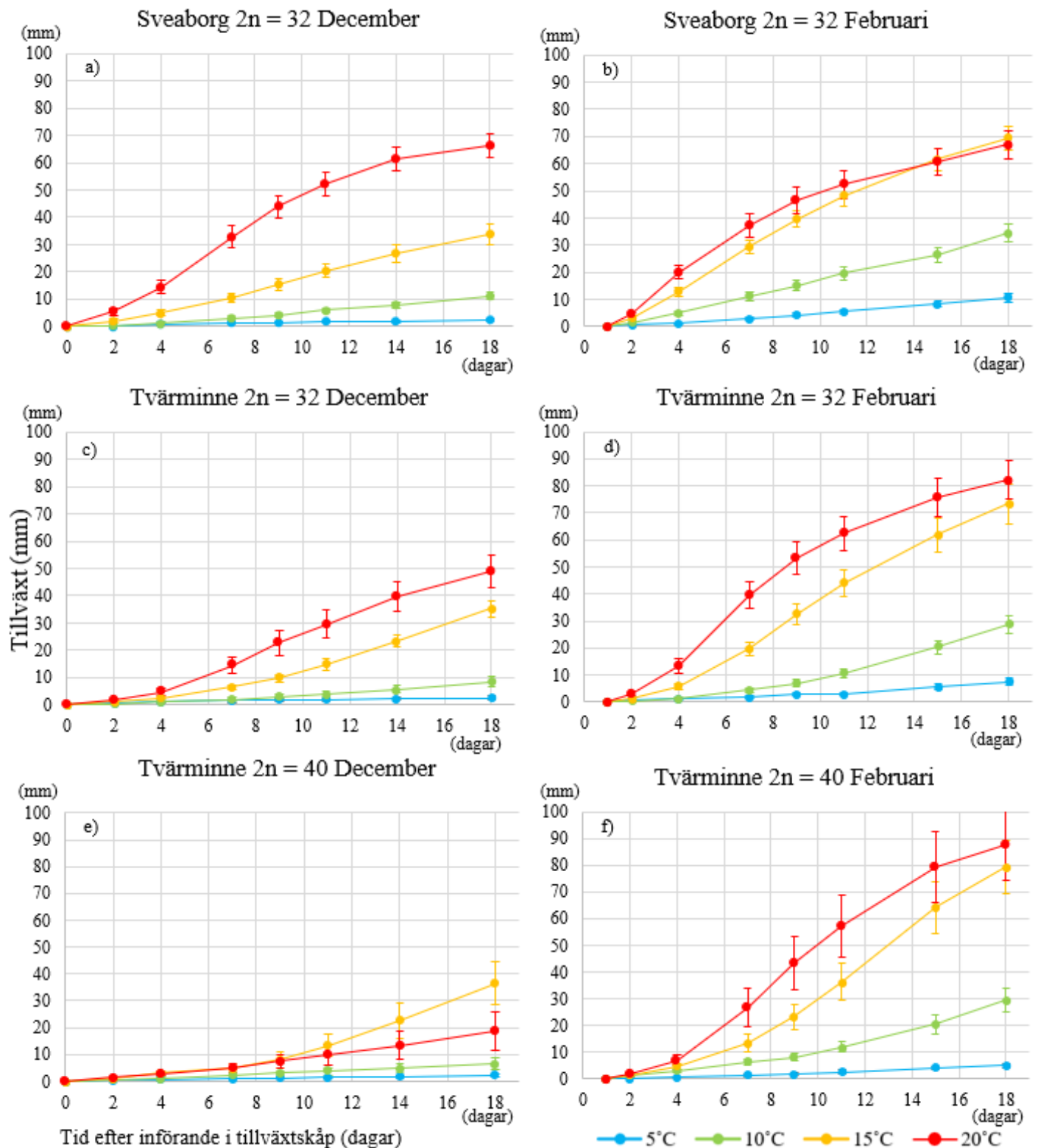
Vid en djupare analys av temperaturens effekt på de enskilda cytotyperna framkommer mer detaljerade skillnader (bilaga 2b). För cytotypen Sveaborg  $2n = 32$  observerades större tillväxt i desto högre temperaturer som individerna har befunnit sig i. Endast mellan de två kallaste temperaturerna (5 °C och 10 °C) i december månad och mellan de två varmaste temperaturerna (15 °C och 20 °C) i februari förekommer inga signifikanta skillnader. Mellan övriga temperaturer i respektive försöksmånad är skillnaderna signifikanta och temperaturen har en positiv korrelation med den observerade tillväxten.

För cytotypen Tvärminne  $2n = 32$  ses ingen signifikant skillnad mellan de två kallaste temperaturerna i någondera av försöksmånaderna, men däremot är skillnaden mellan övriga temperaturer signifikant under respektive månad. I övrigt har temperaturen en positiv korrelation med tillväxten.

Hos den sista cytotypen, Tvärminne  $2n = 40$ , ses ett annorlunda mönster med avseende på skillnader mellan tillväxten i de olika temperaturerna. I december månad är den enda observerade signifikanta skillnaden mellan 15 °C och de övriga temperaturerna, övriga skillnader är inte signifikanta. I februari försöksomgång skiljer sig alla temperaturer från varandra. I övrigt har temperaturen en positiv korrelation med tillväxten.

När man jämför skillnaden med avseende på tillväxten försöksmånaderna emellan (bilaga 2a) i respektive temperatur ses ingen signifikant skillnad i den lägsta temperaturen hos någon cytotyp. I temperaturen 10 °C skiljer tillväxten sig åt mellan försöksmånaderna hos cytotypen Tvärminne  $2n = 40$ . I 15 °C ses en signifikant skillnad hos samtliga cytotyper. I den varmaste temperaturen 20 °C ses signifikanta skillnader hos cytotyperna från Tvärminne medan skillnaden ej är signifikant hos cytotypen Sveaborg  $2n = 32$ .

Vid jämförelse av de olika cytotyperna (bilaga 2c) i respektive temperatur och månad ses endast signifikanta skillnader mellan cytotyperna i 20 °C i december. Resterande jämförelser cytotyper emellan visar inte signifikanta skillnader.



**Figur 5a-f.** Tillväxten av bladen (ej den totala längden) hos de groddknoppar av *Allium oleraceum* som hade påbörjat tillväxten vid försökens början. De olika cytotyperna illustreras i olika figurer och de två försöksmånaderna för experimentet är också åtskilda. I de olika figurerna illustreras tillväxten i de olika temperaturerna med linjer av olika färg 5 °C (blå), 10 °C (grön), 15 °C (gul) och 20 °C (röd). Tidpunkterna för mättillfällena är

#### 4.4.2 Tillväxtstart i tillväxtskåpen

Hos alla cytotyper förekom groddknoppar som startade sin tillväxt under experimenten i tillväxtskåpen som inte hade påbörjat tillväxten under hösten (figur 6a-d). Eftersom den allra största delen av groddknopparna hos gruppen Sveaborg (96 %) startade sin tillväxt redan under hösten och endast ett fåtal groddknoppar av detta ursprung påbörjade sin tillväxt under försöken i tillväxtskåpen ingår denna grupp inte i analysen av tillväxtstarten.

Regressionsanalysen visade att det fanns signifikanta skillnader mellan försöksgrupperna ( $p < 0,001$ ). Ytterligare visade analysen att alla faktorer, försöksmånad ( $p < 0,001$ ), temperatur ( $p < 0,001$ ), och cytotyp ( $p = 0,042$ ), är signifikanta för tillväxtstarten.

**Tabell 3.** Resultaten av analysen av tillväxtstarten i tillväxtskåpen. I tabellen visas signifikansvärdet av de olika faktorerna som ingick i experimentet.

<b>Tillväxtstart</b>	<b>P</b>
Cytotyp	<b>0,042</b>
Temperatur	<b>&lt;0,001</b>
Försöksmånad	<b>&lt;0,001</b>

Vid en noggrannare analys av effekten av temperaturen på tillväxtstarten för de enskilda cytotyperna i respektive månad framkom det att temperaturen har en positiv effekt på tillväxtstarten (bilaga 4a).

För cytotypen Tvärminne  $2n = 32$  var skillnaderna mellan temperaturerna med avseende på tillväxtstarten signifikant mellan alla temperaturer förutom mellan 10 °C och 15 °C. Mellan de två kallaste temperaturerna var skillnaden nästintill signifikant ( $p = 0,062$ ). I februari var skillnaderna mellan grupperna i temperaturerna 5 °C, 10 °C och 15 °C signifikanta sinsemellan, medan gruppen i 20 °C endast skiljde sig åt från gruppen i den kallaste temperaturen.

Hos cytotypen Tvärminne  $2n = 40$  skiljde sig grupperna i de två lägsta temperaturerna från grupperna i de två högsta temperaturerna. Övriga skillnader var ej signifikanta. I februari skiljde sig tillväxtstarten i den kallaste temperaturen åt från de övriga temperaturerna förutom från gruppen i den högsta temperaturen. I övrigt var den enda andra signifikanta skillnaden mellan grupperna i temperaturerna 15 °C och 20 °C.

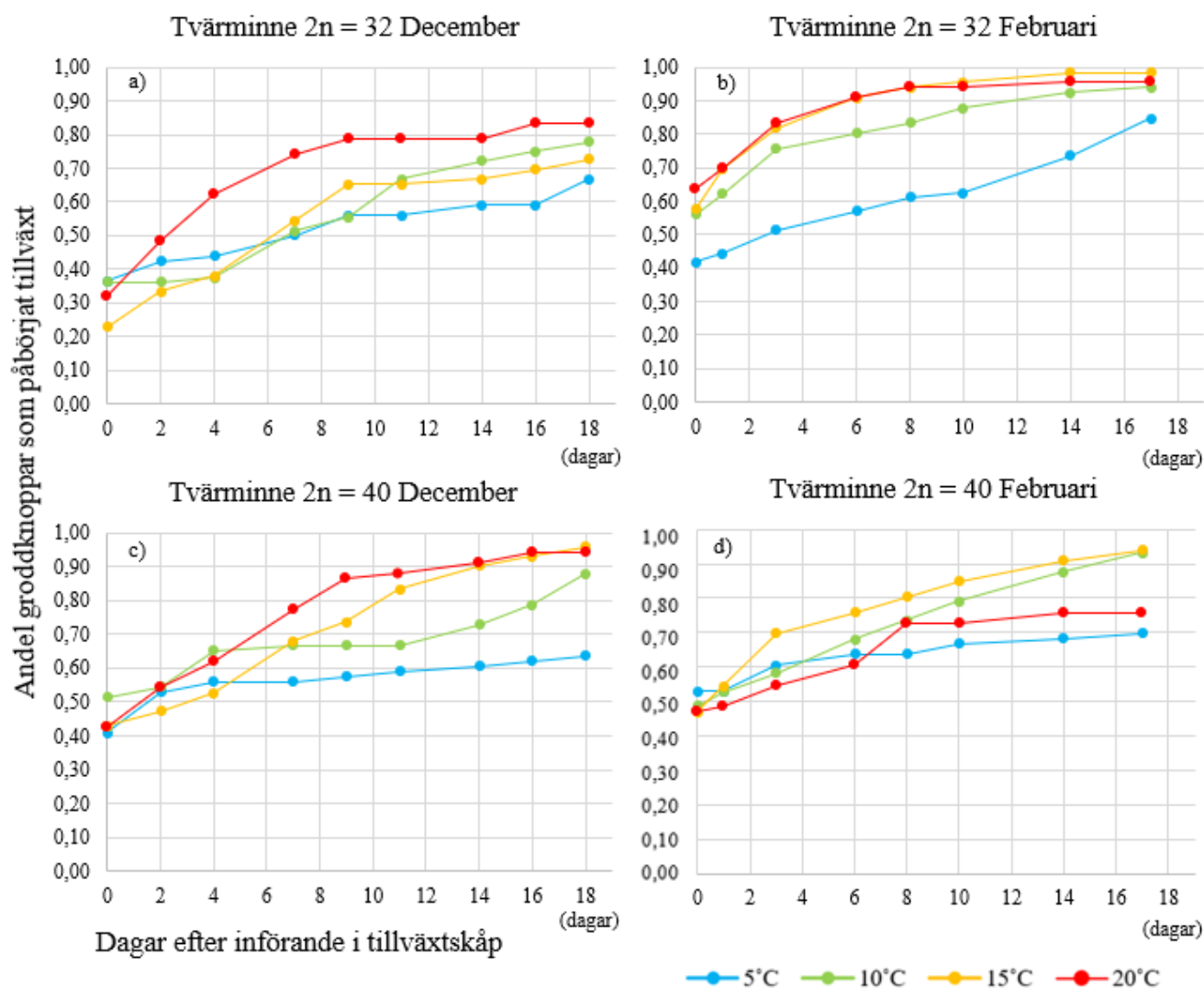


Tillväxtstarten skedde tidigare i februari än i december (tabell 4). Signifikanta skillnader mellan försöksmånaderna i en viss temperatur hos cytotyperna sågs för cytotypen Tvärminne 2n = 32 i alla temperaturer utom i den varmaste. För cytotypen Tvärminne 2n = 40 var skillnaden signifikant i temperaturerna 10 °C och 20 °C.

**Tabell 4.** Resultaten av post hoc-analysen av tillväxtstarten. I denna tabell finns signifikansvärden som visar på skillnader mellan tillväxtstarten i de två olika månaderna för en viss temperatur för varje cytotyp. Signifikanta värden är markerade i fet stil.

Skillnad månaderna emellan	5 °C	10 °C	15 °C	20 °C
Tvärminne 2n = 32	<b>0,004</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,57
Tvärminne 2n = 40	0,831	<b>0,001</b>	0,248	<b>0,002</b>

I en jämförelse mellan de olika cytotyperna under samma försöksmånad i en viss temperatur visade att cytotyperna skiljer sig lite åt i december, medan skillnaden är tydligare i februari (bilaga 4b). I december fanns det en signifikant skillnad endast i temperaturen 15 °C medan signifikanta skillnader i februari observerades i alla temperaturer förutom i 10 °C.



**Figur 6a-d.** Andelen groddknoppar hos *Allium oleraceum* som påbörjar sin tillväxt (tillväxtstart) som en funktion av tiden under försöken i tillväxtskåpen. De olika ursprungerna illustreras i olika figurer och de två försöksmånaderna är också åtskilda. Andelen groddknoppar som redan hade start sin tillväxt vid experimentens början varierade mellan grupperna. I de olika figurerna illustreras tillväxtstarten i de olika temperaturerna med linjer av olika färg 5°C (blå), 10°C (grön), 15°C (gul) och 20°C (röd). Tidpunkten för observationer är markerade med punkter på linjerna. X-axeln visar antalet dagar efter att groddknopparna tagits in i tillväxtskåpen och Y-axeln visar andelen av groddknoppar som påbörjat sin tillväxt.

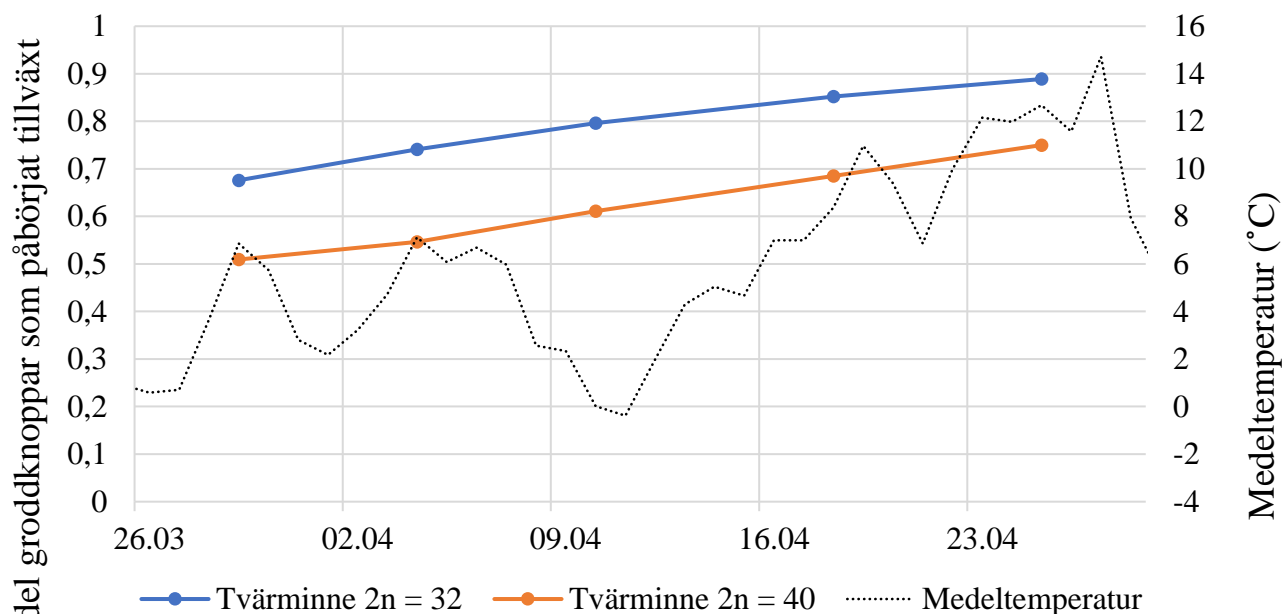
#### 4.5 Tillväxtstart på försöksfältet under våren

Då snön hade smultit började de groddknoppar som hade varit utomhus under hela vintern och som ännu inte hade påbörjat sin tillväxt att observeras med jämna mellanrum för tillväxtstart. Hos cytotyperna från Tvärminne observerades tillväxtstart (figur 7). Endast ett fåtal groddknoppar från gruppen från Sveaborg hade inte påbörjat sin tillväxt under hösten och inga av dessa påbörjade sin tillväxt under perioden som groddknopparna följdes upp på våren. I analyserna uteslöts därför gruppen från Sveaborg.

De båda cytotyperna från Tvärminne skiljde sig åt signifikant med avseende på tillväxtstarten ( $P = 0,042$ ). Hos Tvärminne  $2n = 32$  observerades tillväxtstart ske i högre takt än hos cytotypen Tvärminne  $2n = 40$ . Under uppföljningsperioden började 24 av de 35 (68,6%) groddknopparna av den tetraploida gruppen (Tvärminne  $2n = 32$ ) växa medan andelen av de pentaploida (Tvärminne  $2n = 50$ ) som påbörjade sin tillväxt uppgick till 26 av 53 (49,1%).

**Tabell 5.** Resultaten från analysen av tillväxtstarten under våren.

TILLVÄXTSTART, vår	Chi-square	P
Cytotyp	4,151	<b>0,042</b>



**Figur 7.** Tillväxtstarten hos cytotyperna från Tvärminne av försöksarten *Allium oleraceum* på försöksfältet i Vik under våren som en funktion av tiden. De olika ursprungerna illustreras med skilda linjer av olika färg, Tvärminne  $2n = 32$  (blå) och Tvärminne  $2n = 40$  (orange). Tidpunkten för observationer är markerade med punkter på linjerna. X-axeln visar tiden och Y-axeln visar andelen av groddknoppar som påbörjat sin tillväxt. Medeltemperaturen är utmärkt med en prickad linje.

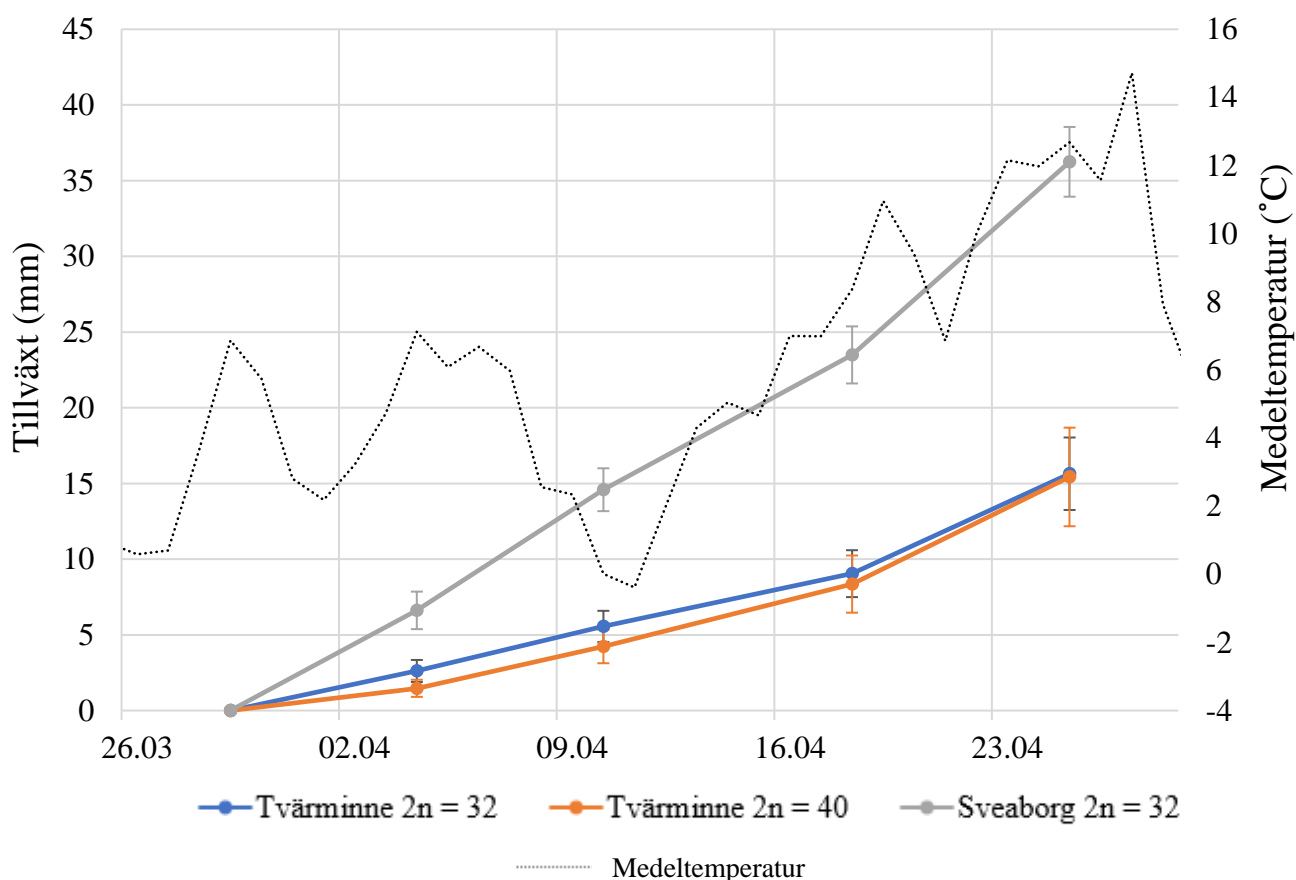
#### 4.6 Tillväxthastighet under våren

Längden mättes på de individer som hade påbörjat sin tillväxt vid första observationsgången under våren. Hos alla de olika grupperna observerades tillväxt, men tillväxten var mindre hos de två cytotyperna från Tvärminne än hos cytotypen från Sveaborg (figur 8).

Den statistiska analysen visade att gruppen från Sveaborg skiljde sig signifikant från de två övriga grupperna ( $p < 0,001$  respektive  $p < 0,001$ ). Skillnaderna mellan de två övriga grupperna är ej signifikant.

**Tabell 6.** Resultaten av den parvisa analysen (Tukey HSD) av cytotyperna med avseende på tillväxten under våren. De signifikanta värdena är markerade med fet stil.

Tillväxt VÅR	Sveaborg	Tvärminne 2n = 32	Tvärminne 2n = 40
Sveaborg	-	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
Tvärminne 2n = 32	<b>&lt;0,001</b>	-	0,778
Tvärminne 2n = 40	<b>&lt;0,001</b>	0,778	-



**Figur 8.** Tillväxten (ej den totala längden) hos de tre cytotyperna av *Allium oleraceum* under våren på försöksfältet. De olika cytotyperna illustreras med linjer av olika färg, Tvärminne 2n = 32 (blå), Tvärminne 2n = 40 (grå) och Sveaborg 2n = 32 (grå). Tidpunkten för mättillfällena är markerade med en cirkel på linjerna. Felstaplarna visar konfidensnivån 95%. Medeltemperaturen är utmärkt med en prickad linje.

#### 4.7. Tillväxt och tillväxtstart under snön

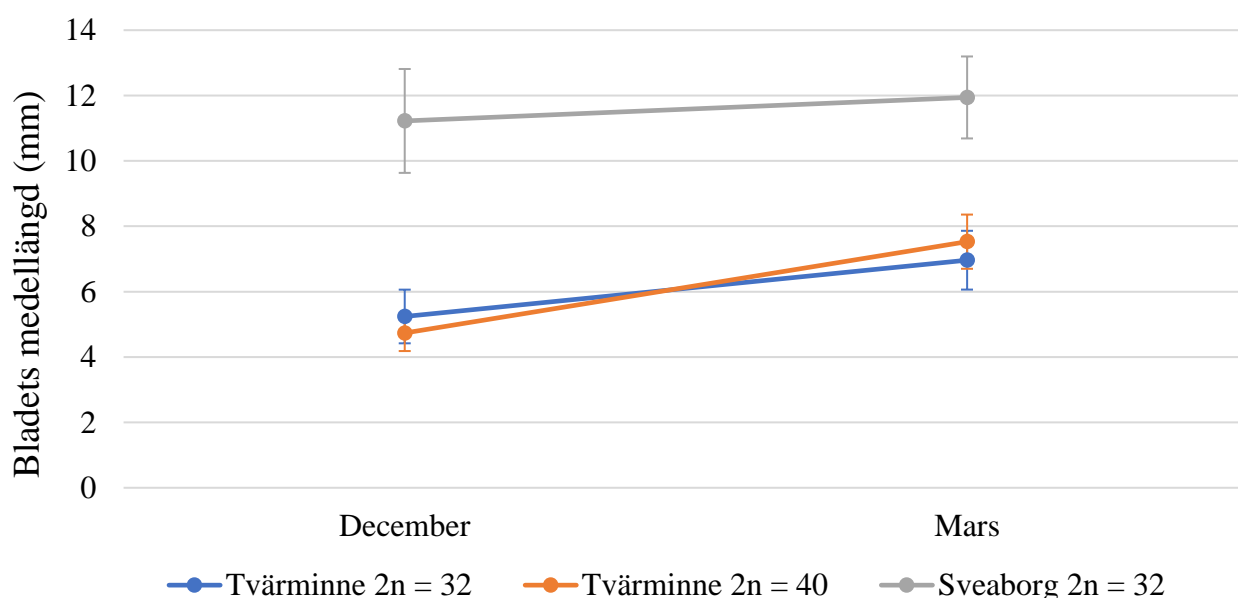
Vid jämförelse av längden av bladen i december före det bestående snötäcket föll och av längden i mars efter att snötäcket smultit, framkom det att det skett tillväxt i liten omfattning (figur 9). Vid analys framkom det en skillnad mellan de två mättillfällena ( $P = 0,001$ ,  $F = 12,279$ ) med denna skillnad försvann när man analyser samverkan mellan ursprung och tidpunkten ( $P=0,217$ ,  $F = 1,542$ ). Tillväxten tenderade att vara mindre hos cytotypen från Sveaborg än hos de båda cytotyperna Tvärminne.

Mellan dessa två observationstillfällen, före och efter snötäcket, hade många groddknoppar påbörjat sin tillväxt hos de båda cytotyperna från Tvärminne. Hos cytotypen Tvärminne  $2n = 32$  hade 19 groddknoppar (av 60) påbörjat sin tillväxt och för cytotypen Tvärminne  $2n = 40$  uppgick antalet till 21 (av 71). Hos cytotypen Sveaborg  $2n = 32$  hade inga groddknoppar börjat växa, men hos denna grupp uppgick antalet groddknoppar som inte påbörjat sin tillväxt under hösten till endast 5 stycken.

Efter att snön hade smält visade det sig att flera blad som var långa före snötäcket kom hade gått av vid markytan. Detta förekom hos gruppen från Sveaborg.

**Tabell 7.** Tabell som visar resultaten av analys av tillväxt på försöksfältet under vintern för de tre olika ursprung.

Tillväxt under snön	F	P
Tidpunkt	12,279	0,001
Tidpunkt * Cytotyp	1,542	0,217



**Figur 9.** Medellängden av bladen hos de olika cytotyperna av *Allium oleraceum* före snötäcket kommit och efter snösmältningen. De olika cytotyperna illustreras med skilda linjer av olika färg, Tvärminne  $2n = 32$  (blå), Tvärminne  $2n = 40$  (grå) och Sveaborg  $2n = 32$  (grå). Felstaplarna visar konfidensnivån 95%.

## 5. Diskussion

### 5.1. Väderförhållanden

De väderförhållanden som rådde under försöket var optimala för experimentet med tanke på experimentets frågeställningar. Den kalla vintern med ett bestående tjockt snötäcke betydde att groddknopparna utsattes för sådana förhållanden som traditionellt anses påverka dormansfenomenet (Hänninen, 2016). Snötäcket påverkade även försöksväxterna på det sättet att temperaturen under snön hölls jämn och ofta nära nollgränsen (Saarinen m.fl, 2016).

Vädrets effekt på resultaten diskuteras i samband med de övriga resultaten.

### 5.2. Groddknopparnas vikt och färg

Det är sedan tidigare rapporterat att de två cytotyper av *Allium oleraceum* som förekommer i Finland kan särskiljas från varandra rent morfologiskt (Hæggström & Hæggström, 2010; Åström & Hæggström, 2004). De groddknoppar som samlades in för denna studie följde till viss del samma mönster som de tidigare resultaten i frågan om groddknopparnas vikt hos finländska cytotyper (Åström & Saarinen, manuskript). Pentaploida groddknoppar vägde klart mera än de tetraploida groddknopparna, fastän de samlades in vid samma lokal och således hade utsatts för samma förhållanden. I motsats till tidigare resultat var inte groddknopparna från den atypiska tetraploida populationen på Sveaborg (Sveaborg  $2n = 32$ ) betydligt större än groddknopparna från den tetraploida cytotypen Tvärminne  $2n = 32$  (Åström & Saarinen, manuskript). Under detta försök var groddknopparna hos cytotypen Sveaborg  $2n = 32$  en aning större än de hos cytotypen Tvärminne  $2n = 32$ , men denna skillnad var ej signifikant. Med avseende på groddknopparnas vikt ses ett liknande mönster tetra- och pentaploider emellan i Litauen (Karpavičienė, 2012) medan inget sådant mönster ses för tetra- och pentaploider i en studie från Centraleuropa (Fialová & Duchoslav, 2014). Vikten verkar således inte direkt vara bunden av polyploidinivå.

De uppmätta vikterna för groddknopparna skiljde sig från uppmätta vikter från tidigare år. Groddknopparna som ingick i denna studie tenderade att vara betydligt lättare än groddknoppar från tidigare år (Åström & Saarinen, manuskript). Förklaringen till den stora skillnaden i vikt mellan detta år och tidigare år är sannolikt den ovanligt varma och mycket torra sommaren som rådde före insamlingen av groddknopparna (Meteorologiska institutet, 2020). Groddknopparna

från Sveaborg kan antas ha påverkats extra mycket av torkan eftersom de samlades in på ett område som kan klassas som hållmarkstorräng. På grund av det tunna lagret av jordmån ovanpå berget påverkas vegetation på hållmarkstorrängar starkt av torka (Lehtomaa m.fl., 2018). Effekten av den exceptionella sommaren kunde ses redan vid fältdagarna för de planerade insamlingarna av groddknoppar i Virmo och Nådendal i Åboland. De besökta populationerna av *Allium oleraceum* var obefintliga och de få individer som förekom var småväxta och klena. Även torktåliga växter som *Hylotelephium telephium* var vissnade på dessa ställen. De två cytotyperna från Tvärminne ingick inte i den tidigare studien (Åström & Saarinen, manuskript) och det kan således inte uteslutas att de två cytotyperna i denna population skiljer sig från övriga populationer.

Förutom de uppmätta skillnaderna med avseende på groddknopparnas vikt cytotyperna emellan observerades också rent visuella skillnader mellan dessa (Bild 3). De tetraploida groddknopparna från Tvärminne var rent gröna medan de pentaploida groddknopparna har en klar violett ton. De tetraploida groddknopparna från Sveaborg är en mellanform mellan ursprungen från Tvärminne med avseende på groddknopparnas färg. Dessa groddknoppar skiftar i violett men är inte lika starkt violetta som de pentaploida groddknopparna från Sveaborg. Även dessa observationer stämmer överens med information i litteraturen (Hægström & Hægström, 2010).

### **5.3. Tillväxtstart under hösten**

Enligt de uppställda hypoteserna förväntades tillväxtstarten under hösten skilja sig mellan de olika cytotyperna. Den största skillnaden förväntades ses mellan den atypiska tetraploida cytotypen Sveaborg  $2n = 32$  och de två cytotyperna från Tvärminne. Skillnader förväntades även förekomma mellan cytotyperna Tvärminne  $2n = 32$  och Tvärminne  $2n = 40$ . Tillväxtstarten förväntades avspegla de yttre förhållanden på de olika cytotypernas huvudsakliga utbredningsområden i Finland eller ursprung.

Hos alla cytotyper observerades groddknoppar som påbörjade sin tillväxt (tillväxtstart) under hösten. Hos groddknopparna från den atypiska tetraploida populationen Sveaborg  $2n = 32$  fanns det groddknoppar som påbörjade tillväxten redan inom två veckor efter att groddknopparna sattes i mull. Efter att den första tillväxtstarten observerats skedde tillväxtstart med rask takt. På några veckor hade tillväxtstart observerats hos den största delen av groddknopparna från cytotypen Sveaborg  $2n = 32$ . Hos cytotyperna från Tvärminne ses den första tillväxten först

veckor efter att den första tillväxten hos gruppen från Sveaborg observerats. Ytterligare tillväxtstart skedde med en långsammare takt hos cytotyperna från Tvärminne och under hälften av groddknopparna påbörjar tillväxten under hösten. Dessa resultat följer tidigare observationer med avseende på finländska cytotyper (Åström & Saarinen, manuskript).

De två cytotyperna från Tvärminne skiljde sig även från varandra. Hos cytotypen Tvärminne  $2n = 32$  observerades den första tillväxtstarten tio dagar före än hos cytotypen Tvärminne  $2n = 40$ . De två cytotyperna uppvisade liknande mönster med avseende på andelen nya groddknoppar som påbörjade sin tillväxt under en viss tid. Andelen groddknoppar som påbörjade sin tillväxt under hösten var lägre hos cytotypen Tvärminne  $2n = 40$  än hos Tvärminne  $2n = 32$ .

Resultaten ser ut att följa hypotesen om att de olika cytotyperna är anpassade till de förhållanden som råder på de olika cytotypernas huvudsakliga utbredningsområde i Finland eller till de förhållanden som råder på de olika cytotypernas ursprungsregioner. Pentaploida populationer av *Allium oleraceum* tenderar att förekomma i skärgårdsområden och i Åboland medan tetraploida populationer tenderar att förekomma längs kusten och i inlandet. Den atypiska tetraploida populationen från Sveaborg är den enda kända populationen av sitt slag. De pentaploida populationerna har troligtvis sitt ursprung västerifrån medan de tetraploida populationerna kan ha sitt ursprung österifrån (Åström m.fl., 2015a). Enligt Vuokko (1998) introducerades *Allium oleraceum* på Sveaborg redan då Sveaborg byggdes under den svenska tiden. I närheten av den atypiska tetraploida populationen på Vargön, Sveaborg finns en docka. Dockan fungerade under den svenska tiden som bas för skärgårdsflottan. Under den ryska tiden var dockan mestadels obrukbar och efter självständigheten har dockan använts för flygplansbygge, som bas för u-båtar och efter det som egentlig docka (Sveaborgs hemsidor, 2020). Det finns således möjligheter att den atypiska tetraploida populationen har ett annat ursprung än de övriga populationerna av *Allium oleraceum* i Finland. Det finns andra populationer av arten i Finland som troligen introducerats med ballast (Hæggström & Åström, 2005). Om populationen har introducerats med ballast har den troligen sitt ursprung söderifrån då till exempel sjöflottan hade en av sina huvudbaser vid dockan under den svenska tiden. Svenska riket inkluderade vid den tiden områden i Tyskland och andra kustområden och den svenska flottan fungerade således över stora områden kring Östersjön (Krank & Penttilä, 2003). Den norra utbredningsgränsen för *Allium oleraceum* går dessutom genom Finland (Mossberg & Stenberg, 2018) så ursprunget är med stor sannolikhet söderifrån.



Klimatet på de olika cytotypernas utbredningsområden varierar. På Åland har klimatet beskrivits som svagt maritimt med relativt milda vintrar, långa och kalla vårar, svala somrar och långa och relativt varma höstar (Hæggström & Hæggström, 2010), snötäcket är kortvarigt och sporadiskt. Dessa förhållanden gäller för stora delar av de skärgårdsområden som är en del av artens utbredningsområde. I inlandet är klimatet annorlunda, vintrarna tenderar att vara längre och kallare med ett mera bestående snötäcke. Våren är varmare, sommaren kortare och hösten kallare än i skärgården. Temperaturen skiftar snabbare än i skärgården där havet bidrar till att utjämna temperaturen. (Kersalo & Pirinen, 2009). Längs kusten utgörs klimatet av ett spektrum mellan dessa två ytterligheter.

En fördel med att starta tillväxten under hösten är att tillväxt då hinner ske under hösten vilket ger en fördel i konkurrensen med andra växter. Dessutom kan assimilation och tillväxt snabbt återupptas då förhållandena är fördelaktiga (Saarinen m.fl., 2011) under vinterns gång eller under våren, vilket är en ytterligare fördel. Om individen överskuggas under våren kommer den inte att klara av konkurrensen eftersom groddknoppen inte har näring lagrad som kan användas för tillväxt. Att komma igång med tillväxten så tidigt som möjligt är av stor vikt i konkurrensen med andra växter (Körner m.fl., 2008).

Nackdelar med att påbörja tillväxten redan under hösten är associerade till de påfrestande förhållanden som kan råda under vintern. Den mest betydande stressfaktorn under vintern är kyla som kan medföra skador i växtcellerna, men även andra faktorer som torka och upprepade cykler av frysning och upptining är betydande stressfaktorer som kan leda till skador på växtvävnaderna (Burke m.fl., 1976; Sakai & Larcher, 1987). Ett bestående snötäcke skyddar växterna mot hård kyla då snön fungerar isolerande (Starr & Oberbauer, 2003) och därmed utsätts inte växter som är under ett betydande lager snötäcke för dessa stressfaktorer i lika stor utsträckning.

Med tanke på för- och nackdelarna med att starta tillväxten under hösten verkar de olika cytotyperna vara anpassade till olika typer av vintrar. Hos den tetraploida cytotypen Tvärminne  $2n = 32$  påbörjade ungefär hälften av groddknopparna sin tillväxt under hösten och dessa påbörjade sin tillväxt relativt tidigt. För tetraploider vars utbredning till största delen är i inlandet kan det vara en fördel att starta tillväxten tidigt eftersom vintern är lång och våren kort och därmed är det en fördel att kunna påbörja assimilationen och tillväxten på våren direkt då förhållanden blir fördelaktiga. Det bestående snötäcket är ett effektivt skydd mot kyla och därmed tenderar tetraploida populationer att undgå hårda vinterförhållanden.

Hos den pentaploida cytotypen Tvärminne  $2n = 40$  startade groddknopparna tillväxten senare och tillväxtstart skedde hos en mindre andel av groddknopparna under hösten än hos den tetraploida cytotypen Tvärminne  $2n = 32$ . Då de pentaploida populationernas huvudsakliga utbredningsområde tenderar snötäcket att vara kortvarigt och efemärt (Kontula & Raunio, 2018), vilket leder till att växterna utsätts för svåra vinterförhållanden. Detta kan vara en orsak till att en mindre andel av groddknopparna av den pentaploida gruppen påbörjar sin tillväxt under hösten.

Hos de båda cytotyperna från Tvärminne förekom en betydande andel av groddknoppar som inte påbörjar sin tillväxt under hösten. Detta kunde vara en anpassning till utmanande vinterförhållanden som kan leda till att groddknoppar som påbörjat sin tillväxt skadas eller dör. De groddknopparna som inte påbörjade sin tillväxt under hösten kan då fortfarande vara vid liv och därmed påbörja tillväxten under våren. Ifall de groddknoppar som påbörjat tillväxten redan på hösten överlever vintern kan dessa snabbt påbörja assimilation och tillväxt under våren då förhållandena blir fördelaktiga. Att endast en del av groddknopparna påbörjar sin tillväxt hos de båda cytotyperna från Tvärminne kan således vara en anpassning till varierande vinterförhållanden.

Den atypiska tetraploida cytotypen Sveaborg  $2n = 32$  skiljde sig från de två cytotyperna från Tvärminne med avseende på tillväxtstarten. Nästintill alla groddknoppar påbörjade sin tillväxt inom tre veckor efter att den första tillväxten observerats. En förklaring till detta kunde vara cytotypens ursprung. Det är troligt att den atypiska tetraploida populationen på Sveaborg har kommit till Finland med i och med byggandet av Sveaborg (Vuokko, 1998) eller med aktivitet som ägt rum på dockan (Sveaborgs hemsidor; 2020) och populationen kan då ha sitt ursprung söderifrån. I Centraleuropa är vintrarna mildare och hårda vinterförhållanden är sällsynta förutom i alpina områden (Météo-France, 2020). Detta betyder att förhållanden kan vara gynnsamma för tillväxt under vintern och att tillväxt under hela vintern i själva verket är fördelaktigt med tanke på konkurrensen under våren. De milda vintrarna betyder också att groddknopparna som påbörjat sin tillväxt inte utsätts för hårda vinterförhållanden som kan påverka deras överlevnad och därmed är det en fördel att påbörja effektiv tillväxt redan under hösten.

Vid en noggrannare analys av tillväxtstarten hos de olika cytotyperna ses några förändringar i tillväxtstarten som är extra intressanta. För de båda cytotyperna från Tvärminne observerades en plötslig ökning av groddknoppar som påbörjade tillväxten i början av november. Vädret i samband med ökningen var milt och stabilt men några dagar före observationstillfällena

förekom en längre period av frostnätter. Utsättning för kyla har visat sig ha en positiv inverkan på tillväxten hos groddknoppar hos flera arter som till exempel *Laportea bulbifera*, *Sedum bulbiferum* och *Dioscorea polystacha* (Walck m.fl., 2010; Okagami, 1979). Hos cytotypen Sveaborg  $2n = 32$  sågs en period med lägre antal nya groddknoppar som startar sin i början av oktober, detta sammanfaller med en period med kalla nätter. Tillväxten hos cytotypen Sveaborg  $2n = 32$  påverkas således negativt av att utsättas för låga temperaturer.

Hos cytotypen från Sveaborg förekom i princip ingen ny tillväxt efter början av november. Detta beror sannolikt på att alla de livsdugliga groddknopparna vid detta tillfälle redan hade påbörjat sin tillväxt. Under vidare tillväxtförsök inomhus och utomhus under våren påbörjade endast ett litet fåtal av de få kvarvarande groddknopparna sin tillväxt. För de båda cytotyperna från Tvärminne minskade antalet nya groddknoppar för vilka tillväxtstart skedde i mitten av november, detta sannolikt på grund av att medeltemperaturen sjönk och under en stor del av dagarna låg temperaturen på under noll grader. I början av december sågs en liten ökning i antalet groddknoppar som påbörjat sin tillväxt, detta sammanföll med en period av dagar då medeltemperaturen steg över noll grader. Ingen tillväxtstart observerades vid det sista observationstillfället. Efter detta låg temperaturen under noll grader och kort därefter föll den första snön som lämnade ett bestående snötäcke på marken.

Bladens längd på de groddknoppar som påbörjat sin tillväxt under hösten uppmättes i december kort före uppkomsten av det bestående snötäcket. Bladen hos groddknoppar av den atypiska tetraploida cytotypen Sveaborg  $2n = 32$  var dubbelt längre än bladen hos de två cytotyperna från Tvärminne. Skillnaden mellan de två cytotyperna från Tvärminne är obefintlig. Detta stöder de teorier som tagits upp tidigare – att den atypiska tetraploida gruppen är anpassad till stor tillväxt under hösten och eventuellt även under vintern för att klara sig i konkurrensen med andra arter medan de två cytotyperna från Tvärminne är anpassade till vintrar av nordisk typ och därav kan stor tillväxt under hösten vara till en nackdel.

Den observerade skillnaden med avseende på groddknopparnas vikt mellan experimentets mätningar och mätningar från tidigare år tycks inte ha en märkbar effekt på resultaten. När man jämför tillväxtstarten hos den atypiska tetraploida gruppen från Sveaborg med tidigare resultat hos samma cytotyp ses liknande mönster (Åström & Saarinen, manuskript).

#### 5.4. Experimenten i tillväxtskåpen

Experimenten som gjordes i tillväxtskåpen förväntades visa på skillnader mellan de olika cytotyperna. Hypotesen var att tillväxten och tillväxtstarten skulle vara större i desto högre temperaturer individerna förvarades i. I enlighet med Vegis' teori om dormans (Vegis, 1964; Hänninen, 2016) förväntades tillväxten och tillväxtstarten vara större under experimentet som startades i februari än experimentet i december, i synnerhet i de lägre temperaturerna. Hos de två cytotyperna från Tvärminne förväntades skillnaden vara större månaderna emellan än hos cytotypen från Sveaborg, men även skillnader mellan de två cytotyperna från Tvärminne antogs förekomma. Skillnaderna antogs förekomma både med avseende på tillväxtstarten och tillväxten.

Under experimentet förekom tillväxtstart hos de båda cytotyperna från Tvärminne i alla temperaturer och under båda försöksmånaderna, december och februari. Hos cytotypen från Sveaborg observerades ingen tillväxtstart, detta eftersom endast ett fåtal av groddknopparna från Sveaborg inte hade påbörjat sin tillväxt när de togs in i tillväxtskåpen. De kvarvarande groddknopparna var med stor sannolikhet inte livsdugliga, i tidigare försök har andelen livsdugliga knoppar varit i samma storleksordning eller lägre (Åström & Saarinen, manuskript; Fialová m.fl., 2014). Tillväxt (bladlängden) observerades hos alla ursprung i alla temperaturer under de båda försöksomgångarna.

##### 5.4.1 Inverkan av temperatur på tillväxt och tillväxtstarten

I enlighet med de uppsatta hypoteserna observerades tillväxtstart hos groddknoppar i högre rat i desto varmare temperatur dessa förvarades i. I ett groningsförsök i olika temperaturer med frön av många olika arter av *Allium* (dock ej *A. oleraceum*) sågs ökad groning i stigande temperaturer. Det observerades också att groningen hämmas ifall temperaturen blir för hög (Specht & Keller, 1997).

Samma fenomen som för tillväxtstarten observerades även för tillväxten med ett par undantag. Tillväxten var större i desto högre temperatur som individerna förvarades i. För cytotypen Tvärminne  $2n = 40$  observerades dock den största tillväxten under försöket i december i temperaturen 15 °C. En eventuell förklaring till detta kan vara att den optimala temperaturen för assimilation ligger nära 15 °C. Den optimala temperaturen för assimilation varierar mellan arter och är en anpassning till levnadsmiljön (Berry & Björkman, 1980). Ett annat undantag

observerades hos cytotypen Sveaborg  $2n = 32$  i februari, då tillväxten var lika stor i de två högsta temperaturerna. Även detta kan ha ett samband den optimala temperaturen för fotosyntes eller den maximala fotosynteskapaciteten. Ett annat undantag som observerades hos cytotypen Tvärminne  $2n = 32$  som kan bero på samma fenomen är att tillväxtstarten skedde i lika stor utsträckning i de två högsta temperaturerna under försöket i februari.

En skillnad mellan tillväxtstarten och tillväxten med avseende på de temperaturerna är att tillväxtstarten tenderade att vara betydande även i den lägsta temperaturen medan tillväxten var nästintill försumbar. Enligt en undersökning på tillväxtstarten hos arten *Bistorta vivipara* kan groddknoppar påbörja sin tillväxt i temperaturer nära nollgränsen (Dormann m.fl., 2002). Arter som är anpassade till nordliga förhållanden kan även assimilera och därmed växa i temperaturer ner till temperaturer nära  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Öquist, 1983). I februari sågs en liten tillväxt även i den lägsta temperaturen men i december är denna försumbar. Den ringa observerade tillväxten kan bero på att ljusmängden i försöksskåpen var låg vilket ledde till ineffektiv assimilation, skillnaden kan således ha varit tydligare ifall ljusmängden varit större.

#### 5.4.2 Inverkan av försöksmånad på tillväxt och tillväxtstarten

Vid en jämförelse av tillväxtstarten mellan de två försöksmånaderna hos de olika cytotyperna sågs skillnader. Hos cytotypen Tvärminne  $2n = 32$  skiljde sig tillväxtstarten åt mellan de två försöksmånaderna i alla temperaturer förutom i den högsta temperaturen,  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Hos cytotypen Tvärminne  $2n = 40$  sågs skillnader mellan försöksmånaderna i temperaturerna  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  och  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Tillväxtstart skedde med en högre rat i februari än i december. Skillnaden var större hos Tvärminne  $2n = 32$  än hos Tvärminne  $2n = 40$ .

En trolig förklaring till denna tydliga skillnad månaderna emellan är att groddknopparna hade utsatts för kalla temperaturer och ett snötäcke före de togs in i tillväxtskåpen i februari. Tidigare har det konstaterats att exponering för kalla temperaturer leder till förbättrad tillväxtstart även hos groddknoppar hos flera arter (Walck m.fl., 2010; Okagami, 1979).

Med avseende på tillväxten sågs även en tydlig skillnad mellan de två försöksmånaderna. Tillväxten var större under försöket som påbörjades i februari än under försöket som startades i december. Skillnaden var störst månaderna emellan i temperaturerna  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  och  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$  medan man i temperaturen  $5\text{ }^{\circ}\text{C}$  endast såg en antydning till skillnad. I den högsta temperaturen,  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,

sågs en skillnad hos båda cytotyperna från Tvärminne medan tillväxten hos cytotypen från Sveaborg inte skiljde sig månaderna emellan.

Förklaringen till skillnaderna mellan månaderna är sannolikt att de individer som ingick i försöket som påbörjades i februari månad hade utsatts för kyla i större utsträckning än de individer som togs in i tillväxtskåpen i december. För frön och andra knoppar talar man traditionellt om dormans, vilket på våra breddgrader i den tempererade boreala zonen innebär att strukturen i fråga behöver utsättas för kyla för att tillväxten skall kunna påbörjas eller upptas efter vintern (Hänninen, 2016; Lang m.fl., 1987). Resultaten i ljuset av dormansfenomenet diskuteras under en senare rubrik.

#### *5.4.3 Skillnader mellan cytotyper med avseende på tillväxt och tillväxtstart*

I december månad skedde tillväxtstart på liknande sätt hos de båda cytotyperna från Tvärminne i alla temperaturer förutom i temperaturen 15 °C. I februari skiljde sig grupperna i alla temperaturer förutom i 10 °C. De två cytotyperna verkar således påverkas i olika utsträckning av att utsättas för vinterförhållanden.

Tillväxtstarten hos cytotypen Tvärminne  $2n = 32$  påverkades således mera av tidpunkten för experimentet i tillväxtskåp än cytotypen Tvärminne  $2n = 40$ . Detta betyder att den tetraploida cytotypen Tvärminne  $2n = 32$  troligtvis är anpassad till att utsättas för strängare vinterförhållanden än den pentaploida Tvärminne  $2n = 40$ . Förklaringen till att den tetraploida Tvärminne  $2n = 32$  gynnas av utsättas för vinterförhållanden kan vara att detta är en mekanism för att försäkra att tillväxtstarten börjar vid rätt tillfälle. Resultaten ur ljuset av dormans diskuteras under en senare rubrik.

Vid jämförelse av de tre olika cytotyperna med avseende på tillväxten framkommer skillnader. Cytotypen Sveaborg  $2n = 32$  påverkades inte av tidpunkten för experimentet (försöksmånad) i like stor utsträckning som cytotyperna från Tvärminne. De båda cytotyperna från Tvärminne påverkades av tidpunkten för försöket i liknande utsträckning. Dessa resultat stöder att cytotypen från Sveaborg inte är anpassad till stränga vinterförhållanden. Cytotypen från Sveaborg skulle inte gynnas av att undergå någon form av dormans som är reglerad av kalla temperaturer eftersom chansen är liten att denna dormansperiod skulle uppfyllas under de milda vintrarna i det förmodade ursprungsområdet av denna cytotyp i Centraleuropa. I resultaten hos

de båda cytotyperna från Tvärminne ses endast en antydning till att dessa skulle vara anpassade till olika typer av vintrar då inga tydliga skillnader förekom hos dessa.

Alla de olika cytotyperna påverkades i någon utsträckning av tidpunkten för försöket (försöksmånaden) i tillväxtskåpen, men hur stor påverkan var varierade mellan de olika cytotyperna. De olika cytotyperna verkar således iallafall delvis vara anpassade till olika förhållanden. Detta stöds av tidigare studier som har visat att olika populationer av *Allium oleraceum* har lokala anpassningar (Duchoslav et al., 2016). Hos två morfotyper av *Polygonum viviparum* med överlappande, men aningen olika utbredningar, ses små skillnader med avseende på tillväxtstarten hos groddknoppar under våren som tros ha ett samband med tidpunkten för snötäckets smältning (Dormann m.fl., 2002). Hos frön från olika europeiska populationer av *Arabidopsis thaliana* ses skillnader med avseende på anpassning till tidpunkten för utvecklingsfaser, däribland dormans och groning, mellan frön från olika (Debieu m.fl., 2013).

### **5.5 Tillväxtstarten och tillväxt på försöksfältet under våren**

Tillväxtstarten och tillväxten förväntades enligt de uppsatta hypoteserna skilja sig mellan de olika cytotyperna. Den atypiska tetraploida cytotypen Sveaborg  $2n = 32$  förväntades skilja sig tydligt från de två cytotyperna från Tvärminne. Även skillnader förväntades förekomma mellan cytotyperna Tvärminne  $2n = 32$  och Tvärminne  $2n = 40$ .

Med avseende på tillväxtstarten sågs samma mönster som under hösten. Cytotyperna från Tvärminne följde samma tillväxtmönster men den pentaploida cytotypen Tvärminne  $2n = 40$  hade ett lägre antal groddknoppar som påbörjat sin tillväxt än den tetraploida cytotypen Tvärminne  $2n = 32$ . Ingen tillväxtstart förekom hos cytotypen Sveaborg  $2n = 32$ .

I motsats till vad som sågs i försöken med avseende på tillväxt i tillväxtskåpen sågs nu en tydlig skillnad mellan de olika cytotyperna. Cytotypen från Sveaborg skiljer sig tydligt från de båda cytotyperna från Tvärminne. Hos cytotypen Sveaborg  $2n = 32$  startade tillväxten tidigare och hos cytotypen sågs även en klart större tillväxt under hela uppföljningsperioden än hos de två cytotyperna från Tvärminne. Hos de två cytotyperna från Tvärminne sågs ingen skillnad med avseende på tillväxten. Den tydliga skillnad som sågs mellan cytotypen från Sveaborg och de två cytotyperna från Tvärminne här men inte i försöken i tillväxtskåpen kan troligen förklaras av att ljusmängden är betydligt större ute på försöksfältet än i tillväxtskåpen.

En förklaring till den stora skillnaden i tillväxt mellan cytotypen från Sveaborg och de två cytotyperna från Tvärminne är att individerna från Sveaborg hade längre blad än individerna från de två cytotyperna från Tvärminne. Skillnaden i bladlängden leder till att det förekommer stora skillnader i förmåga att assimilera hos de olika cytotyperna, vilket påverkar tillväxten.

En ekologisk förklaring till skillnaden i tillväxt är att cytotypen Sveaborg  $2n = 32$  är anpassad till hård konkurrens tidigare på våren än de två cytotyperna från Tvärminne eftersom vintern i Centraleuropa är mildare och våren kommer tidigare och är varmare. Att påbörja tillväxten tidigt på våren är viktigt i konkurrensen med andra växter (Körner m.fl., 2008) och detta är en allmänt förekommande anpassning hos geofyter (Lapointe, 2001). En annan förklaring är att cytotypen från Sveaborg är anpassad till växtplatsen på Sveaborg, som är en hällmarkstorräng. Hällmarkstorrängar drabbas hårt av torka (Lehtomaa m.fl., 2018). Under högsommaren är temperaturerna höga vilket kan leda till torka (Kontula & Raunio, 2018). För den atypiska tetraploida cytotypen från Sveaborg kan det då vara en fördel att starta tillväxten så tidigt som möjligt för att försäkra tillräcklig tillväxt före en eventuell torrperiod. Tillväxtförsök med *Allium oleraceum* på olika typer av habitat utförd i Centraleuropa visade att det inte fanns tydliga skillnader med avseende på tillväxten på våren mellan olika habitat (Duchoslav, 2009).

Avsaknaden av skillnad mellan de två cytotyperna från Tvärminne kan tyda på att de inte är anpassade till olika vinterförhållanden. Detta går i kors med de resultat som ses i tillväxtskåpen, där det finns tydligare skillnader mellan grupperna. En möjlig förklaring till avsaknaden av skillnad mellan grupperna är att dormansen under våren var helt bruten och således inte påverkade tillväxten. Detta betyder att det var dormansen som var upphovet till skillnader mellan cytotyperna i tillväxtskåpen och att de två cytotyperna från Tvärminne har samma kapacitet till tillväxt under våren.

En observation som gjordes i samband med mätningarna är att bladen hos flera av individerna hos cytotypen från Sveaborg hade gått av vid det första mättillfället på våren. Inga blad hos de två cytotyperna från Tvärminne hade gått av. Förklaringen till detta är sannolikt att bladen hos cytotypen från Sveaborg var mer än dubbelt så långa än bladen hos cytotyperna från Tvärminne vid mättillfället i december. Bladen är smala och sköra och kan således antas skadas lätt av snö- och isbildning och -smältning. Detta kan betyda att den märkbart mindre tillväxten som observerades hos de två cytotyperna från Tvärminne under hösten är en anpassning till att minimera mekaniska skador som kan uppstå av snö och is under vintern.



## **5.6 Tillväxtstart och tillväxt under snön**

Vid jämförelse av uppmätt längddata från före den första snön föll i december och efter att det långvariga snötäcket smultit bort i mars ses en liten skillnad mellan de två mättidpunkterna, vilket betyder att det skett tillväxt under snön. Skillnaden är inte signifikant enligt statistiska analysmetoder men det är ett faktum att en stor del av bladen har vuxit under vintern, vissa till och med många millimeter. Tillväxten är tydligast hos de båda cytotyperna från Tvärminne, men även hos ursprunget från Sveaborg ses tillväxt. Tillväxten under snön under detta experiment var obetydlig, men tidigare resultat tyder på att tillväxten under snön kan vara betydande (Åström & Saarinen, manuskript). Förklaringen till den ringa tillväxten under snön som observerades under detta projekt kan vara det tjocka snötäcket. Ett alltför tjockt snötäcke leder till att ljusmängden som släpps igenom snön är liten vilket i sin tur leder till minskad assimilation (Saarinen m.fl., 2016) vilket leder till minskad tillväxt.

Hos de båda cytotyperna från Tvärminne hade många groddknoppar påbörjat sin tillväxt (tillväxtstart) under snön men hos gruppen från Sveaborg hade inga groddknoppar påbörjat sin tillväxt.

Tillväxt under snötäcket tycks enligt dessa resultat således vara möjligt. Under snötäcket är temperaturen ofta jämn och hålls ofta nära 0 °C till en följd av snöns isolerande effekt (Saarinen m.fl., 2016). Enligt en undersökning på tillväxtstarten hos groddknoppar från *Bistorta vivipara* kan groddknoppar påbörja sin tillväxt i temperaturer nära nollgränsen (Dormann m.fl., 2002) och det har rapporterats om att assimilering är möjligt under snötäcket för vintergröna växter (Saarinen m.fl., 2016; Åström m.fl., 2015b; Starr & Oberbauer, 2003). Att påbörja tillväxten under vintern är en fördel då de snabbt kan påbörja en effektiv assimilation och en större tillväxt då snötäcket smultit (Saarinen m.fl., 2011). Förmågan att assimilera i låga temperaturer har ett samband med arters utbredning (Öquist, 1983)

## **5.7 Resultaten i ljuset av Vegis teori och andra dormansteorier**

Resultaten av dessa försök pekar mot att hypotesen om att Vegis' teori (Vegis, 1964) går att utvidga från att endast gälla knoppar på träd och buskar till att gälla även groddknoppar stämmer. Vegis' teori som kort förklarat innebär temperaturen som krävs för att inducera tillväxt varierar under vintern och blir högre gentemot den egentliga dormansperioden, för att efter denna bli lägre igen (figur 1). Det antas att olika vegetativa förökningsstrukturer, som till

exempel groddknoppar, inte undergår dormans då dessa saknar de strukturer som förnimmer de yttre förhållandena som till exempel frön och knoppar har som är länkade till dormansfenomet (Baskin & Baskin, 1998; Walck m.fl., 2010). En studie på groddknoppar hos *Discorea polystachya* pekar dock på att tillväxten på våren ökar i ett bredare spektrum av temperaturer om groddknoppen utsatts för kalla temperaturer under vintern (Walck m.fl., 2010).

Det kanske mest traditionella sättet att se på dormans med en dormansperiod som innefattar olika stadier, endodormans och ekodormans (Hänninen, 2016) räcker inte för att förklara observationerna som gjordes under detta försök. Den traditionella dormansteorin förklarar inte varför tillväxten var större och tillväxtstarten högre i februari än i december. Även om skillnaden med avseende på tillväxten inte var signifikant i de lägre temperaturerna kan även en skillnad även i dessa temperaturer urskiljas mellan månaderna. Studiens resultat betyder alltså att större tillväxt observeras i lägre temperaturer i takt med att vintern framskrider och övergår i vår. Dessa resultat kan däremot förklaras av Vegis' teori. I motsats till vad som nämnts tidigare tyder resultaten på att groddknopparna på något sätt förnimmer de yttre förhållandena och undgår någon form av dormans.

Under försöket observerades ingen egentlig period då ingen tillväxt eller tillväxtstart var möjlig, vilket tyder på att ingen egentlig endodormans förekommer för groddknoppar hos *Allium oleraceum*. Under hösten observerades tillväxtstart under hela uppföljningsperioden och tillväxtstart och tillväxt skedde under de båda försöksmånaderna i tillväxtskåpen. Möjligen kan endodormansen ha ägt rum under en period då tillväxten inte uppföljdes.

Ur en ekologisk synvinkel skulle groddknopparna gynnas av att undergå dormans enligt Vegis teori. I praktiken säger Vegis teori att tillväxt inte kan ske under den mest ogynnsamma tidpunkten (vintern) om inte temperaturen är tillräckligt hög för att bryta dormansen. Detta stoppar groddknoppar från att påbörja tillväxten ifall det förekommer kortare varma perioder under vintern. Ifall tillväxten skulle påbörjas under tillfälliga mildare perioder under vintern skulle detta kunna leda till att växterna skadas då förhållandena återgår till att vara mera ofördelaktiga. Vegis' teori säger samtidigt att tillväxt kan påbörjas under tidig vår, fastän temperaturen då även är låg. Liksom tidigare har nämnts är tidpunkten för att starta tillväxten viktigt i konkurrensen med andra växter på våren (Körner m.fl., 2008)

De båda grupperna från Tvärminne påverkades i större utsträckning av tidpunkten för experimentet i tillväxtskåpen. Detta skulle betyda att dessa två grupper är anpassade till att starta sin tillväxt efter att de utsatts för kyla medan detta krav hos den atypiska tetraploida

gruppen från Sveaborg är mindre. Detta är en trolig teori med tanke på de olika gruppernas ursprung och utredning i Finland.

### **5.8 Felkällor**

Möjliga felkällor som påverkar resultaten kan ligga i experimentets uppbyggnad. Den största felkällan är att växterna som ingick i experimentet inte växte i sin naturliga miljö. Miljön de växte i skiljde sig stort från dess naturliga miljö med tanke på till exempel konkurrens med andra växter och i näringstillgången. Att experimentet gjordes i små krukor ledde till att fukthalten varierar över kortare tidsperioder och med större fluktuationer än i marken på deras naturliga växtlokaler.

I tillväxtskåpen var felkällorna det svaga ljuset och avsaknaden av fluktuationer i temperaturerna under dygnet. Ljusperioden i tillväxtskåpen motsvarar inte den dygnsrytmen utomhus vilket kan påverka tillväxten och det samma gäller för den jämna temperaturen. Dygnsrytmen är en faktor som kan påverka dormansen (Hänninen, 2016).

Det är värt att beakta att groddknopparna insamlades efter en exceptionellt varm sommar vilket visade sig i att groddknopparnas vikt var lägre än tidigare resultat (Åström & Saarinen, manuskript). Detta kan ta sig i uttryck i förändrad tillväxtstart och tillväxt, hos frön anses storleken påverka fröns överlevnadsförmåga (Baskin & Baskin, 1998).

Vid bevattning tenderade jorden att sjunka ihop vilket kan påverka mätningen av bladlängden. Detta är en försumbar faktor i längdmätningarna i tillväxtskåpen eftersom längdtillväxten av bladen var mångdubbelt större än påverkan av jordens eventuella packning. I jämförelsen av bladens längd utomhus före och efter vintern kan detta ha en betydande effekt på resultaten då längdtillväxten överlag var liten.

## 6. Slutsatser

Resultaten visar tillsammans med tidigare resultat att det finns skillnader mellan cytotyper med avseende på groddknopparnas vikt, pentaploider har större groddknoppar än tetraploider, fastän vikterna under detta experiment var mindre för alla cytotyper. Med avseende på den atypiska tetraploida populationen på Sveaborg är resultaten från detta projekt och tidigare projekt motstridiga, i en tidigare studie var vikten för groddknopparna hos denna population betydligt större än hos övriga tetraploida groddknoppar medan de i dessa försök inte skiljde sig signifikant från de tetraploida groddknopparna från Tvärminne. Avsaknaden av skillnad kan vara på grund av att den atypiska tetraploida populationen på Sveaborg påverkats extra hårt av torka före insamlingen av groddknopparna.

Den atypiska tetraploida cytotypen från Sveaborg har troligen ett annat ursprung än resterade tetraploider i Finland och kan därmed vara anpassad till mildare vintrar. Under mildare vintrar är förhållandena gynnsamma för tillväxt den största delen av vintern och det är då en fördel att växa under vintern i konkurrensen med andra växter. Detta kan förklara varför nästan alla groddknoppar sågs påbörja tillväxten tidigt under hösten och bladen växte sig långa under hösten. Likaså sågs tillväxten starta snabbt och effektiv hos denna cytotyp under våren.

De två cytotyperna från Tvärminne tycks vara anpassade till vintrar av nordisk typ. Hos dessa grupper fördelades andelen groddknoppar som påbörjade tillväxten på hösten respektive våren relativt jämnt, vilket kan vara en anpassning till varierande vinterförhållanden. Vid snörika vintrar fungerar snön som ett skydd mot de svåra vinterförhållandena och då kan det vara en fördel att påbörja tillväxten under hösten så att tillväxt kan återupptas direkt då förhållandena är fördelaktiga. Därför sågs en större andel av groddknopparna hos den tetraploida cytotypen från Tvärminne starta tillväxten under hösten då denna cytotyp kan vara anpassad till de strängare och snörika vintrar som råder på cytotypens huvudsakliga utbredningsområde. På samma sätt kan den pentaploida cytotypen från Tvärminne vara anpassad till frekventa snöfria vintrar. Det är en nackdel att påbörja tillväxten under hösten om chansen är stor att utsättas för svåra förhållanden som kan leda till skador då det inte finns något skyddande snötäcke. Det fanns inga tydliga skillnader mellan grupperna under våren vilket betyder att båda grupperna har samma kapacitet till tillväxt.

De tre cytotyperna som ingick i experimentet uppvisa alla åtminstone antydning till dormans enligt Vegis' teori. Hos samtliga cytotyper observerades större tillväxt i februari än i december i försöket i tillväxtskåpen. De två cytotyperna från Tvärminne påverkades i större utsträckning

av tidpunkten för försöket i tillväxtskåp än cytotypen från Sveaborg, vilket kan vara en anpassning till kallare vintrar. Den atypiska tetraploida cytotypen från Sveaborg skulle inte gynnas av att undergå dormans i lika stor utsträckning som cytotyperna från Tvärminne då denna cytotyp kan ha sitt ursprung i en region med mildare vintrar.

I motsats till tidigare observationer skedde tillväxt under vintern endast i liten utsträckning hos de tre cytotyperna. Förklaringen till avsaknaden av betydande tillväxt kan vara det tjocka snötäcket.

Resultaten från detta projekt tyder således på att det finns skillnader mellan de tre cytotyperna som ingår i projektet. Vidare studier på de finländska cytotyperna krävs för att se ifall de skillnader som ses mellan cytotyperna som ingick i detta projekt kan förklaras av lokala anpassningar av de olika populationerna eller om skillnader ses mellan cytotyperna överlag. Vidare studier på de finländska cytotyperna kan ge värdefull information om de olika cytotypernas ursprung. Ytterliga försök på tillväxten under vintern med flera försöksomgångar kan ge ytterligare belägg för ett dormansfenomen enligt Vegis' teori hos groddknoppar hos *Allium oleraceum*.

## **7. Tack**

Jag vill först och främst tacka mina handledare, Timo och Helena, för att jag fick chansen att göra detta projekt och för all den ovärderliga hjälp som de bistått med under projektets gång. Utöver mina handledare vill jag även tacka alla medlemmar i PECC och speciellt Sonja för allt stöd, bollande med idéer och trevliga stunder. Jag vill även tacka alla som bidragit med ekonomiskt stöd till gradun och magisterstudierna; PECC, Societas pro Fauna et Flora Fennica och Svensk-Österbottniska Samfundet r.f.

## 8. Referenser

- Alho S. 2009.** Ainavihantien kasvien fotosynteesi talven lauhoina jaksoina (Magister-avhandling). *Helsingfors universitet*. 102 s.
- Baskin C.C. & Baskin J.M. 1998.** Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. *Academic Press*. 666 s.
- Berry, J. & Björkman, O. 1980.** Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 31: 491-543.
- Brochmann, C., Brysting, A.K., Alsos, I., Borgen, L., Grundt, H. Scheen, A.-C. & Elven, R. 2004.** Polyploidy in arctic plants. *Biological Journal of the Linnean Society*. 82: 521–536.
- Burke M.J., Gusta L.V., Quamme H.A., Weiser C.J. & Li P.H. 1976.** Freezing and injury in plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 27: 507-528.
- Chabot, B.F. & Hicks, D.J. 1982.** The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 229-259.
- Debieu M., Tang C, Stich B., Sikosek T., Effgen S., Josephs, E., Schmitt, J., Nordborg, M., Koornneef, M. & de Meauc, J. 2013.** Co-Variation between Seed Dormancy, Growth Rate and Flowering Time Changes with Latitude in *Arabidopsis thaliana*. *PLOS ONE* 8: e61075.
- Dormann. C.F., Albon, S.D. & Woodin S.J. 2002.** No evidence for adaptation of two *Polygonum viviparum* morphotypes of different bulbil characteristics to length of growing season: abundance, biomass and germination. *Polar Biology*. 25: 884-890.
- Duchoslav, M. 2001a.** *Allium oleraceum* and *A. vineale* in the Czech Republic: Distribution and habitat differentiation. *Preslia*. 72: 173-184.
- Duchoslav, M. 2001b.** Small-scale spatial pattern of two common European geophytes *Allium oleraceum* and *A. vineale* in contrasting habitats. *Biologia - Section Botany*. 56. 57-62.
- Duchoslav, M. 2005.** Ramet demography of *Allium oleraceum* L., a common European geophyte. *Books of Abstracts, XVII. International Botanical Congress 2005, Vienna, Austria*
- Duchoslav, M. 2009.** Effects of contrasting habitats on the phenology, seasonal growth, and dry-mass allocation pattern of two bulbous geophytes (Alliaceae) with partly different geographic ranges. *Polish Journal of Ecology*. 57: 15-32.

**Duchoslav, M., Šafářová, L. & Jandová, M. 2013.** Role of adaptive and non-adaptive mechanisms forming complex patterns of genome size variation in six cytotypes of polyploid *Allium oleraceum* (Amaryllidaceae) on a continental scale. *Annals of Botany* 111: 419-431.

**Duchoslav, M., Šafářová, L. & Krahulec, F. 2010.** Complex distribution patterns, ecology and coexistence of ploidy levels of *Allium oleraceum* (Alliaceae) in the Czech Republic. *Annals of Botany*. 105: 719-735.

**Duchoslav, M. & Staňková, H. 2015.** Population genetic structure and clonal diversity of *Allium oleraceum* (Amaryllidaceae), a polyploid geophyte with common asexual but variable sexual reproduction. *Folia Geobotanica*. 50: 123-136.

**Fialová, M. & Duchoslav, M. 2014.** Response to competition of bulbous geophyte *Allium oleraceum* differing in ploidy level. *Plant Biology*. 16: 186-196.

**Fialová, M., Jandová, M., Ohryzek, J. & Duchoslav, M. 2014.** Biology of the polyploid geophyte *Allium oleraceum* (Amaryllidaceae): Variation in size, sexual and asexual reproduction and germination within and between tetra-, penta- and hexaploidy cytotypes. *Flora*. 209: 312-324.

**Finlands artdatacenter. 2020.** Rapporterade fynd av *Allium oleraceum* i Finland:  
<https://laji.fi/sv/observation/finnish?target=MX.39996> (Data nerladdat 13.4 2020)

**Goldberg, D.E. & Landa, K. 1991.** Competitive effect and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. *Journal of Ecology*. 79: 1013-1030.

**Hedrick, P. W. 2006.** Genetic polymorphism in heterogeneous environments: The age of genomics. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37: 67–93.

**Heide O.M. & Prestrud A.K. 2005.** Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear. *Tree Physiology* 25: 109–114.

**Hæggström, C.-A. & Hæggström, E. 2010.** Ålands Flora. Eget förlag. 528 s.

**Hæggström, C.-A. & Åström, H. 2005:** *Allium oleraceum* (Alliaceae) in Finland: distribution, habitats and accompanying vascular plant species. *Memoranda Societas Fauna Flora Fennica* 81: 1–18.

**Hänninen H. 2016.** Boreal and temperate trees in a changing climate: modelling the ecophysiology of seasonality. *Springer Science+Business Media*. 342 s.

- Ježilová, E., Nožková-Hlaváčková, V. & Duchoslav, M. 2015.** Photosynthetic characteristics of three ploidy levels of *Allium oleraceum* L. (Amaryllidaceae) differing in ecological amplitude. *Plant Species Biology*. 30: 212-224.
- Karpavičenė, B. 2012.** Morphological, reproductive and karyological variability in *Allium oleraceum* in Lithuania. *Biologia* 67: 278-283.
- Karpavičenė, B. 2002.** *Allium oleraceum* populations: Ecological attachment and reproduction. *Botanica Lithuanica*. 8: 103-110.
- Keddy, P.A. 2017.** Plant ecology – origins, processes and consequences. *Cambridge University Press*. 624 s.
- Kersalo, J. & Pirinen, P. 2009.** Suomen maakuntien ilmasto. *Meteorologiska institutet*. 185 s.
- Krank, B. & Penttilä, I. 2003.** Skeden i Finland historia. *Söderströms förlag*. 159 s.
- Körner, C., Stöckling, J., Reuther-Thiébaud, L. & Pelaez-Riedl, S. 2008.** Small differences in arrival time influence composition and productivity of plant communities. *New Phytologist* 177: 698-705.
- Lang G., Early J., Martin G. & Darnell R. 1987.** Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *HortScience* 22: 371–376.
- Lantmäteriverket. 2020.** Filservice för avgiftsfri data:  
<https://tiedostopalvelu.maanmittauslaitos.fi/tp/kartta?lang=sv> (Information läst 13.4.2020)
- Lapointe, L. 2001.** How phenology influences physiology in deciduous forest spring ephemerals. *Physiologia plantarum*: 113: 151-157.
- Lehtomaa, L., Ahonen, I., Hakamäki, H., Häggblom, M., Jantunen, J., Jutila, H., Järvinen, C., Kemppainen, R., Kondelin, H., Laitinen, T., Lipponen, M., Mussaari, M., Pessa, J., Raatikainen K.J., Raatikainen, K., Tuominen, S., Vainio, M., Vieno, M. & Vuomajoki, M. 2018.** Kapitel 8. Vårdbiotoper. s. 659-757. I Kontula, T. & Raunio, A. (red.). Hotbedömningen av Finlands naturtyper 2018. Rödlistning. Del 2: Beskrivningar av naturtyper. *Miljöministeriet*. 925 s.
- León, A., Bravo, L.A. & Griffith, M. 2005.** Characterization of antifreeze activity in Antarctic plants. *Journal of Experimental Botany* 56: 1189–1196.



- Levan, A. 1933.** Cytological studies in *Allium*. III. *Allium carinarium* and *Allium oleraceum*. *Gereditas* 18: 101-114.
- Levin, D. 2002.** The Role of Chromosomal Change in Plant Evolution. *Oxford University Press*. 230 s.
- Levitt, J. 1958.** Frost, drought, and heat resistance. *Protoplasma*. 8: 1-78
- Météo-France. 2020.** Klimatdata över Europa:  
<http://www.meteofrance.com/climat/monde/europe/cont002> (Information läst 16.4.2020)
- Meteorologiska institutet. 2020.** Nedladdning av väderobservationer:  
<https://www.ilmatieteenlaitos.fi/havaintojen-lataus#!/> (Data nerladdat 8.3.2020)
- Mossberg, B. & Stenberg, L. 2018.** Nordens Flora. *Bonnier Fakta*. 975 s.
- Neuner, G., Kreische, B., Kaplenig D., Monitzer K. & Miller R. 2019.** Deep supercooling enabled by surface impregnation with lipophilic substances explains the survival of overwintering buds at extreme freezing. *Plant, Cell & Environment*. 42: 2065-2074.
- Nitsch J.P. 1957.** Photoperiodism in woody plants. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 70: 526–544.
- Otto, S. & Whitton, J. 2000.** Polyploid incidence and evolution. *Annual review of genetics* 34: 401-437.
- Ramsey, J. 2011.** Polyploidy and ecological adaptation in wild yarrow. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108: 7096-7101.
- Ramsey, J. & Schemske, D. 2002.** Neopolyploidy in flowering plants. *Annual review of Ecology and Systematics* 33: 589-639.
- Raunkiær, C. 1907.** Planterigets livsformer og deres betydning for geografien. *Nordisk forlag*. 132 s.
- Saarinen, T., Lundell, R. & Hänninen, H. 2011.** Recovery of photosynthetic capacity in *Vaccinium vitis-idaea* during mild spells in winter. *Plant Ecology* 212: 1429–1440.
- Saarinen, T., Rasmus, S., Lundell, R., Kauppinen, O.K. & Hänninen, H. 2016.** Photosynthetic and phenological responses of dwarf shrubs to the depth and properties of snow. *Oikos*. 125: 364-373.

- Šafářová, L., Duchoslav, M., Jandová, M. & Krahulec, F. 2011. *Allium oleraceum* in Slovakia: cytotype distribution and ecology. *Preslia* 83: 513-527.
- Sakai, A., Larcher, W. 1987. Frost survival of plants. Ecological studies. Vol 62. *Springer-Verlag*. 321 s.
- Soltis, D., Soltis, P. & Tate, J. 2003. Advances in the study of polyploidy since Plant speciation. *New Phytologist* 161: 173-191.
- Specht, C.E. & Keller, E.R.J. 1996. Temperature requirements for seed germination in species of the genus *Allium* L.. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 44: 509-517.
- Starr G. & Oberbauer S. 2003. Photosynthesis of arctic evergreens under snow: implications for tundra ecosystem carbon balance. *Ecology* 84: 1415–1420.
- Stritzke J. & Peters E. 1970. Dormancy and sprouting cycles of wild garlic. *Weed Science* 18: 112–114.
- Sveaborgs hemsidor. 2020. <https://www.suomenlinna.fi/sv/besokare/sevardheter/dockan/> & <http://suomenlinna.fi/krepostsveaborg/swe/telakka.html>. (Information läst 24.4.2020)
- Vegis A. 1964. Dormancy in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 15: 185–224.
- Vuokko, S. 1998. Kukkivat kiviset muurit. *Suomen Luonto*. 57: 32-37. *Specialutgåva vid Sveaborgs 250-årsjubileum*.
- Walck, J., Cofer, M. & Hidayati, S. 2010. Understanding the germination of bulbils from an ecological perspective: a case study on Chinese yam (*Dioscorea polystachya*). *Annals of Botany* 106: 945-955.
- Warner, D.A. & Edwards, G.E. 1993. Effects of polyploidy on photosynthesis. *Photosynthesis Research*. 35: 135-147.
- Yoshie, F. & Yoshida, S. 1989. Wintering forms of perennial herbs in the cool temperate regions of Japan. *Canadian Journal of Botany* 67: 3563-3569.
- Åström, H. & Hæggström, C-A. 2004. Generative reproduction in *Allium oleraceum* (Alliaceae). *Annales Botanici Fennici* 41: 1-14.
- Åström, H., Hæggström, C-A. & Hæggström, E. 2015a. Geographical distribution of *Allium oleraceum* in Finland and Sweden. *Nordic Journal of Botany* 33: 120-125.

**Åström, H., Metsovuori, E., Saarinen, T., Lundell, R. & Hänninen, H 2015b.** Morphological characteristics and photosynthetic capacity of *Fragaria vesca* L. winter and summer leaves. *Flora* 215: 33-39.

**Åström, H. & Saarinen, T. Manuskript.** Snow properties affect both early growth and long-term development in *Allium oleraceum*. *Plant Ecology & Diversity*.

**Åström, H., Saarinen, T., Lundell, R., Rasmus, S., Edgren, E., Alho, S & Hänninen, H. 2012.** Lauhat talvet — edut ja haitat kasvien talvehtimiselle. *Luonnon tutkija*. 116: 4-12.

**Öquist, G. 1983.** Effects of low temperature on photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*. 6: 281-300.

## Bilagor

### *Bilaga 1: Information om mulen som användes i projektet*

- **Typbeteckning:** Förpackad jordblandning
- **Bruksändamål:** Växtunderlag
- **Komposterad råämnen (FIC020-001159/2006):** Komposterad jordblandning (ljus växtorv, broilergödsel, krossad barkflis, träfibermassa)
- **Andra råämnen:** Mörk och svart växtorv
- **Kalkningsmedel:** Magnesiumhaltigt kalkstensmjöl 4 kg/m<sup>3</sup>
- **pH:** 6,5
- **Ledningsförmåga:** 40 mS/m
- **Näringsämneinnehåll:**
  - Kväve (N) vattenlösligt 120 mg/l (750 mg/kg ts)
  - Fosfor (P) löslig 90 mg/l (550 mg/kg ts)
  - Kalium (K) löslig 600 mg/l (3700 mg/kg ts)
- **Volymvikt:** 400 g/l
- **Fuktighet:** 60 %
- **Grovlleksgrad:** < 35 mm

**Bilaga 1.** Information om den kommersiella mulens sammansättning och egenskaper. Informationen tagen direkt från tillverkarens hemsida 14.4.2020.

## ***Bilaga 2: Försöken i tillväxtskåp – resultat av statistiska analyser relaterade till tillväxten***

**Bilaga 2a.** Tabellen visar resultaten av post hoc-analysen med avseende på skillnaden i tillväxt med avseende på respektive temperatur under de två försöksomgångarna (december och februari). De signifikanta värdena är markerade i fet stil. I tabellen kan man utläsa att i den kallaste temperaturen fanns ingen skillnad mellan de två månaderna, medan det i temperaturen 10 °C fanns en signifikant skillnad hos gruppen Tvärminne 2n = 40 mellan månaderna. I temperaturen 15 °C var skillnaden signifikant för samtliga grupper. I den varmaste temperaturen var skillnaden signifikant för grupperna från Tvärminne. Signifikanta värden markerade i fet stil.

Skillnader mellan försöksmånad	5 °C	10 °C	15 °C	20 °C
Sveaborg	0,918	0,261	<b>&lt;0,001</b>	1,000
Tvärminne 2n = 32	1	0,107	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
Tvärminne 2n = 40	1	<b>0,016</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>

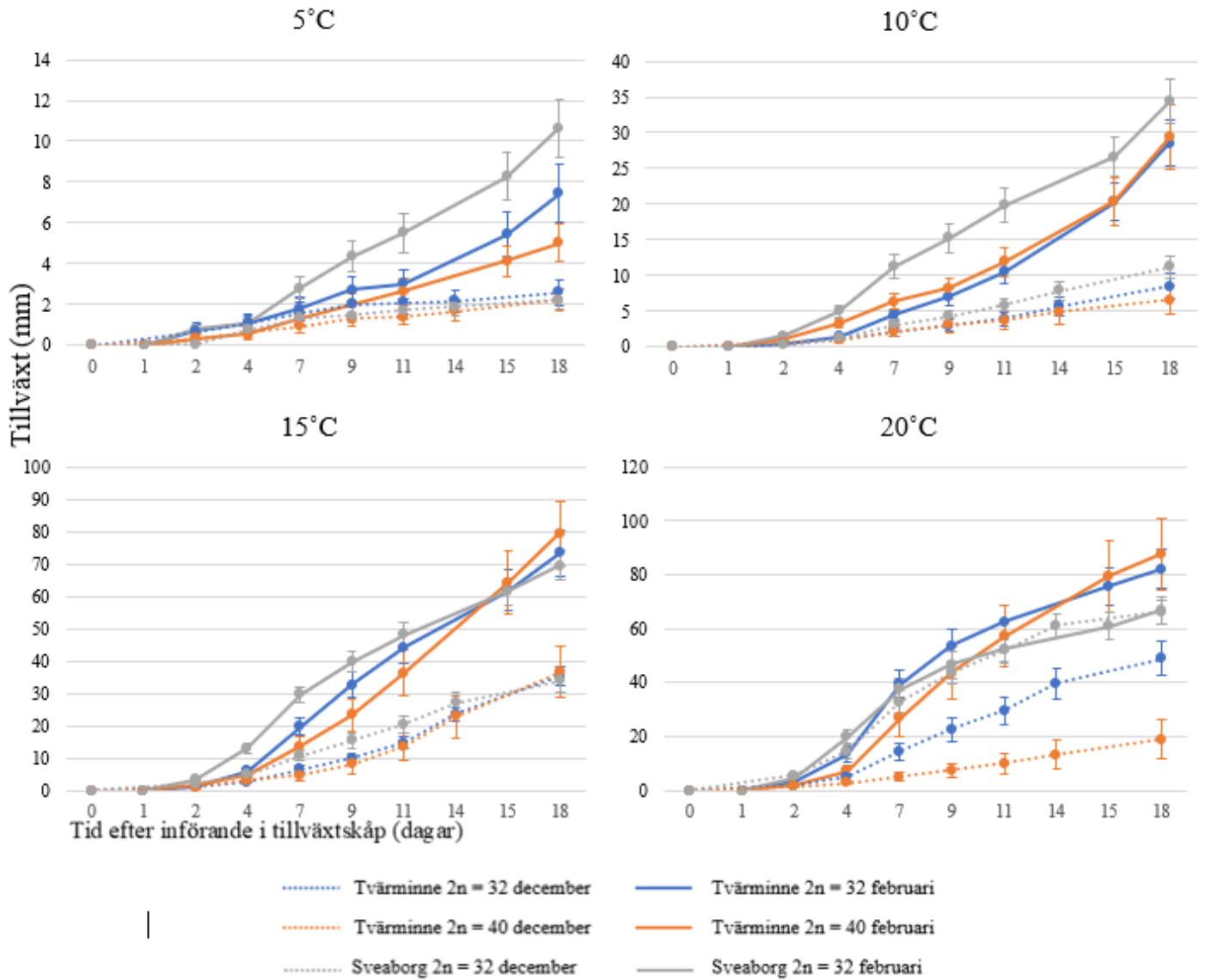
**Bilaga 2b.** Tabellen visar resultaten av post hoc-analysen med avseende på skillnad i tillväxt i de olika temperaturerna för varje cytotyp under respektive försöksomgång (månad). I regel skedde tillväxten snabbare i destu högre temperatur groddknopparna förvarades. I december var skillnaden mellan de två lägsta temperaturerna inte signifikant för någon av cytotyperna, medan en signifikant skillnad sågs mellan dessa temperaturer för grupperna Sveaborg och Tvärminne en = 40 i februari. Signifikanta värden markerade i fet stil.

Skillnader mellan temperaturer			5 °C	10 °C	15 °C	20 °C
December	Sveaborg	5 °C		0,898	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
		10 °C	0,898		<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
		15 °C	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>		<b>&lt;0,001</b>
		20 °C	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	
	Tvärminne 2n = 32	5 °C		1	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
		10 °C	1		<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
		15 °C	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>		<b>0,001</b>
		20 °C	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,001</b>	
	Tvärminne 2n = 40	5 °C		1	<b>0,008</b>	0,336
		10 °C	1		0,071	0,861
		15 °C	<b>0,008</b>	0,71		0,998
		20 °C	0,336	0,861	0,998	
Februari	Sveaborg	5 °C		<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
		10 °C	<b>&lt;0,001</b>		<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
		15 °C	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>		0,912
		20 °C	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,912	
	Tvärminne 2n = 32	5 °C		0,125	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
		10 °C	0,125		<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
		15 °C	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>		<b>&lt;0,001</b>
		20 °C	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	
	Tvärminne 2n = 40	5 °C		<b>0,003</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
		10 °C	<b>0,003</b>		<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
		15 °C	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>		<b>&lt;0,001</b>
		20 °C	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	

**Bilaga 2c.** Tabellen visar resultaten av post hoc-analysen med avseende på skillnad i tillväxt mellan cytotyperna i de olika temperaturerna under respektive försöksomgång (månad). Signifikanta värden markerade i fet stil.

Skillnader mellan cytotyper			Sveaborg	Tvärminne 2n = 32	Tvärminne 2n = 40
December	5 °C	Sveaborg		1,000	1,000
		Tvärminne 2n = 32	1,000		1,000
		Tvärminne 2n = 40	1,000	1,000	
	10 °C	Sveaborg		1,000	1,000
		Tvärminne 2n = 32	1,000		1,000
		Tvärminne 2n = 40	1,000	1,000	
	15 °C	Sveaborg		0,997	0,999
		Tvärminne 2n = 32	0,997		1,000
		Tvärminne 2n = 40	0,999	1,000	
	20 °C	Sveaborg		<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
		Tvärminne 2n = 32	<b>&lt;0,001</b>		<b>&lt;0,001</b>
		Tvärminne 2n = 40	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	
Februari	5 °C	Sveaborg		1,000	1,000
		Tvärminne 2n = 32	1,000		1,000
		Tvärminne 2n = 40	1,000	1,000	
	10 °C	Sveaborg		0,174	0,588
		Tvärminne 2n = 32	0,174		1,000
		Tvärminne 2n = 40	0,588	1,000	
	15 °C	Sveaborg		0,841	0,207
		Tvärminne 2n = 32	0,841		1,000
		Tvärminne 2n = 40	0,207	1,000	
	20 °C	Sveaborg		0,169	1,000
		Tvärminne 2n = 32	0,169		0,979
		Tvärminne 2n = 40	1,000	0,979	

### Bilaga 3: Försöken i tillväxtskåp – figurer som illustrerar tillväxten



**Bilaga 3.** Tillväxten (ej den totala längden) hos *Allium oleraceum* under försöken i tillväxtskåpen. De olika temperaturerna illustreras i olika figurer med tillväxten för de olika cytotyperna i vardera försöksmånad. Tidpunkterna för mättillfällena är markerade med punkter på linjerna. Felstaplarna visar konfidensnivån 95%. Märk at skalan på y-axeln varierar mellan de olika figurerna.



# **Bilaga 4: Försöken i tillväxtskåp – resultat av statistiska analyser relaterade till tillväxtstarten**

**Bilaga 4a.** Resultaten från post hoc-analysen av tillväxtsraten. I denna tabell finns signifikansvärden som visar på skillnader mellan tillväxtstarten i olika temperaturer hos de olika cytotyperna i de olika försöksmånaderna. Signifikanta värden är markerade i fet stil. Värdet markerat med en asterisk \* är nästintill signifikant.

Skillnader mellan temperaturer			5 °C	10 °C	15 °C	20 °C
December	Tvärminne 2n = 32	5 °C		0,062*	<b>0,018</b>	<b>&lt;0,001</b>
		10 °C	0,062*		0,42	<b>0,004</b>
		15 °C	<b>0,018</b>	0,42		<b>0,043</b>
		20 °C	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,004</b>	<b>0,043</b>	
	Tvärminne 2n = 40	5 °C		0,193	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
		10 °C	0,193		<b>0,003</b>	<b>0,001</b>
		15 °C	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,003</b>		0,19
		20 °C	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,001</b>	0,19	
Februari	Tvärminne 2n = 32	5 °C		<b>0,009</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,001</b>
		10 °C	<b>0,009</b>		<b>0,048</b>	0,405
		15 °C	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,048</b>		0,368
		20 °C	<b>0,001</b>	0,405	0,368	
	Tvärminne 2n = 40	5 °C		<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,148
		10 °C	<b>&lt;0,001</b>		0,242	0,18
		15 °C	<b>&lt;0,001</b>	0,242		<b>0,001</b>
		20 °C	0,148	0,18	<b>0,001</b>	

**Bilaga 4b.** Resultaten från post hoc-analysen av tillväxtsraten. I denna tabell finns signifikansvärden som visar på skillnader mellan cytotyperna i en viss temperatur för vardera försöksmånad. Signifikanta värden är markerade i fet stil

Skillnader mellan försöksmånader	<i>December</i>	<i>Februari</i>
5 °C	0,892	<b>0,006</b>
10 °C	0,801	0,309
15 °C	<b>0,043</b>	<b>0,039</b>
20 °C	0,413	<b>&lt;0,001</b>